Die Biologie

von

Monotropa Hypopitys L.

und

Neottia Nidus avis L.

unter vergleichender Hinzuziehung anderer Orchideen.

Eine

von der Philosophischen Facultät der Georg-Augusts-Universität
zu Göttingen

Gekrönte Preisschrift

von

Oscar Drude.

Mit vier lithographirten Figurentafeln.

Göttingen 1873.
Druck der Dieterich'schen Univ.-Buchdruckerei
(W. Fr. Kaestner).

Seinem theuren Vater

widmet

diesen ersten Erfolg wissenschaftlichen Strebens

in kindlicher Liebe

der Verfasser.

Einleitung.

Das Leben der Pflanzen zu erforschen, ist eine der schönsten Aufgaben der Botanik. Nicht allein, dass die genaue Kenntniss einzelner Gewächse wichtige Beiträge liefert zur Erweiterung unserer Kenntnisse von der Mechanik im Pflanzenreich, sondern es soll auch dadurch die specielle Botanik zu einer höheren Stufe geführt werden. Handelt es sich nur um die zweckmässige Erkennung der Pflanzen, so genügt der systematischen Botanik die Bezugnahme auf constante, am ausgebildeten Organismus leicht bemerkbare Charactere; handelt es sich aber, wie es die hohe wenn auch nur allmählig durchführbare Aufgabe der speciellen Botanik ist, um die vollständige Kenntniss sämmtlicher Pflanzenorganismen, so muss das Leben derselben untersucht werden, so ist ihre vollständige Entwicklung zu beobachten von der Eizelle bis zum Tode. Hieraus wird die Systematik zwei verschiedene Vortheile ziehen können: Sie wird manches finden, was ganzen Pflanzengruppen gemeinsam ist, und es wird dieses zur schärferen Characterisirung derselben dienen; sie wird aber häufig finden, dass die beobachteten Lebenserscheinungen den einzelnen Species eigenthümlich sind und also nur zur schärferen Feststellung dieser dienen. Schon seit lange sind, häufig vielleicht gar unbewusst, in den Beschreibungen der Pflanzenspecies zwei wichtige biologische Merkmale angeführt: Blüthezeit und Standort. In der kurzen Angabe dieser liegt eine ganze Reihe wichtiger Lebenserscheinungen ausgedrückt. Der Zusatz endlich, ob eine Pflanze einjährig sei, oder ob sie perennire als Staude, als Strauch oder als Baum, dieser enthält in sich noch eine Fülle der wichtigsten und constantesten Lebenserscheinungen eingeschlossen.

Specielle Untersuchungen dagegen über das Leben der Species sind wenig ausgeführt; soll dieses Feld der Botanik bebauet werden, so scheint es zweckmässig, mit solchen Pflanzen zu beginnen,

deren Leben ein allgemeines Interesse in Anspruch nimmt. Dazu sind nun gewiss die beiden in Frage stehenden Pflanzen sehr geeignet.

Im tiefen Schatten unserer Buchen- und Nadelwälder wachsend, blattlos, von brauner Farbe, haben sie stets das Aufsehen eines Jeden erregt, der sie zur Zeit ihres Emporschiessens aus der Erde beobachtete. Diese Eigenthümlichkeiten finden sich auch fast in allen speciellen Handbüchern citirt. Ja, noch mehr, die beiden Pflanzen sind auch schon Gegenstand genauerer Beobachtungen geworden.

Denn schon ehe man die Nothwendigkeit des Chlorophylls zur Pflanzenernährung aus der Luft durch genaue Experimente kannte, hatte man gleichsam eine Ahnung davon, dass die genannten Pflanzen sich anders ernähren müssten, als auf die gewöhnliche Art. Da man den Parasitismus bei einigen anderen Pflanzen von ähnlichem Aussehen nachweisen konnte, so lag die Vermuthung sehr nahe, dass auch diese Pflanzen Parasiten seien. Diese Meinung wurde nun sehr verstärkt, als man die Fähigkeit von grünen Pflanzenorganen erkannte, aus der Luft sich fast allein zu ernähren, so dass die Erde nur nöthig schien zur Lieferung der mineralischen und stickstoffhaltigen Substanzen. Gegen die letztere Ansicht in Allgemeinheit angewendet, äussert sich aber Hugo v. Mohl sehr treffend in seiner „Vegetabilischen Zelle“ (p. 79): „Hiermit“ (nämlich durch die Versuche, welche die Kohlensäureernährung der Pflanzen beweisen) „ist aber auf der anderen Seite noch nicht bewiesen, 1) dass das Vermögen, von anorganischen Substanzen zu leben, allen Pflanzen zukommt, und 2) dass die unorganischen Substanzen die einzigen Nahrungsmittel der Pflanzen sind..... Diese Lehre muss in ihrer Einseitigkeit ebensowohl verworfen werden, als die entgegengesetzte.“

Dieser Meinung, die der grosse Meister hier ausspricht, ist man später auch in Bezug auf die beiden fraglichen Pflanzen gefolgt, da man bei ihnen keinen parasitischen Zusammenhang mit anderen Pflanzen entdecken konnte, und hat beide für Saprophyten oder Humuspflanzen erklärt. Doch immer noch gab es Gegner dieser Ansicht, da keine Beobachtung eine Bodenernährung erwiesen hatte, wenn auch die Möglichkeit nicht bestritten werden konnte.

Die Untersuchungen nun, die ich selbst über die Entwicklung

und hauptsächlich über die Ernährungsweise dieser Gewächse anstellte, sollen den Stoff der folgenden Blätter bilden; nur so viel sei gleich hier bemerkt, dass dieselben in Bezug auf die beiden Pflanzen ein verschiedenes Resultat gehabt haben, weshalb es zweckmässig erscheint, dieselben getrennt zu betrachten. Ich beginne daher mit

I. Neottia Nidus avis.

1. Zusammenstellung der Literatur.

Wie über die meisten unserer einheimischen Orchideen, so besitzen wir auch über Neottia eine ziemlich reichhaltige Literatur. In keinem Buche, welches entweder die Beschreibung der einheimischen Flora oder Pflanzenphysiologie enthält, bleibt sie unerwähnt; in den älteren Büchern findet sie sich fast stets als Parasit, in den neueren als Saprophyt aufgezeichnet. Ohne hier alle die einzelnen Meinungen aufführen zu wollen, beschränke ich mich vorläufig darauf, nur die genaueren Arbeiten kurz zu citiren, das Specielle daraus aber, so viel als nöthig, bei Besprechung meiner Beobachtungen anzuführen.

Die Anatomie des unterirdischen Theiles der Neottia und namentlich die vegetative Reproduction findet sich zuerst scharf und ausführlich beschrieben in der schönen Arbeit von Irmisch.*)

Verfasser kennzeichnet die Bildung der Wurzeln als die von Nebenwurzeln, welche am Terminaltriebe bei dessen Fortwachsen hervorbrechen. Er beschreibt dann die Anatomie des Rhizomes und der Wurzeln in Kürze, ausführlicher die Bildung des jungen Triebes. In den Achseln der Rhizomscheidenblätter stehen Knospen; diese nehmen nach oben hin an Grösse zu, und in der Regel wächst die oberste zu einem neuen Sprosse aus. Dieser lässt in seiner Terminalknospe schon zur Blüthezeit des nächst älteren Triebes die Blüthen für das nächste Jahr erkennen. Die Grundaxe ist also eine Verschmelzung von Axen verschiedener Ordnungen. Es kommt vor, dass ein zur Blüthe bestimmter Trieb

*) Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen, pag. 22—26.

als starke Knospe unter dem Boden bleibt; dann pflegen eine oder zwei Knospen an seinem Grunde sich im Laufe des Sommers eben so stark zu entwickeln und mit dem Haupttriebe zusammen im dann folgenden Frühlinge hervorzubrechen. Die Pflanze perennirt also, doch findet man häufig Stöcke, deren Achselknopsen sich nicht entwickelt haben; dann muss die ganze Pflanze vergehen. Parasitisch ist die Neottia zu keiner Periode ihres Daseins, sie besitzt nicht einmal Wurzelhärchen. Sie muss demnach wohl von modernden Pflanzentheilen leben.

In der schönen Abhandlung ist nur zu bedauern, dass die anatomischen Abbildungen wegen allzu grosser Kleinheit zu einem nur ungenügenden Verständniss führen.

Die nächst folgende Arbeit ist die kurze Zeit darauf erschienene von Prillieux.*) Sie soll den Worten des Verfassers nach zur Ergänzung der Beobachtungen Irmischs dienen: „La description anatomique des organes de végétation de la plante adulte, et l'exposition d'un mode singulier de propagation qui n'a point été décrit jusqu'ici, feront l'objet de mon travail."

Dies wird in der That durchgeführt. Bei der Wurzelanatomie beschreibt Verfasser ausführlich den braunen Farbstoff in einigen der Epidermis nahe liegenden Zellschichten, (den schon Schacht erkannte), und bemerkt richtig, dass in denselben Zellen Pilzmycelium vegetire.

Er widerspricht dann Irmisch in Betreff der Bildungsweise der Adventivwurzeln und in der Art und Weise der vegetativen Reproduction. Er leugnet, dass sich die Neottia jemals durch Axillarknospen fortpflanzen könne, sondern, nachdem der Blüthen tragende Stengel verfault sei, vegetirten die Wurzeln fort, bildeten an Stelle der Wurzelhaube eine Blätter tragende Knospe und letztere entwickelte sich zu einem jungen Stämmchen.

Prillieux bestätigt endlich den Nichtparasitismus der Neottia, ohne eine Erklärung ihrer Ernährungsweise zu geben.

Nach diesen Arbeiten konnte natürlich Neottia in der Arbeit Laubachs über die parasitischen Phanerogamen nicht behandelt werden.

---

*) Annales des sciences naturelles. Sér. IV, tome 5 (1856), p. 267—282, avec planche 17 et 18.

In der neuesten Literatur taucht die Neottia noch einmal auf; in einer vorläufigen Notiz der Botanischen Zeitung von 1871 und einer späteren ausführlichen Beschreibung *) wird von Wiesner bekannt gemacht, dass die stets für chlorophyllfrei gehaltene Pflanze dennoch Chlorophyll besitze. Als Träger desselben werden die braunen Farbstoffkörperchen des Zellinhaltes bezeichnet.

Ich werde nun bei der Darlegung meiner Untersuchungen den Gang einhalten, dass ich — gleichsam als präparativen Theil — die Organographie und Anatomie der Neottia und später auch der Monotropa voranschicke und dann die physiologischen Beobachtungen folgen lasse; dann soll durch Zusammenfassung der erhaltenen Resultate versucht werden, eine Theorie des Lebens der beiden Pflanzen zu bilden.

2. Organographie und Anatomie des oberirdischen Theiles.

An feuchten, humosen Stellen in schattigen Buchenwäldern erscheint am Ende des Monats Mai die Neottia über der Erde. Die Stengel sind stets blüthentragend; niemals habe ich wie bei vielen anderen Orchideen einen nur Blätter tragenden Spross beobachten können. Sie sind in der Jugend häufig mit den Blüthen zur Erde gekrümmt, nehmen aber bald eine gerade Richtung an und schiessen ausserordentlich rasch empor. Ihre Farbe ist beim Hervorbrechen aus der Erde gelblich und bräunt sich mit zunehmendem Alter; am Ende der oberirdischen Vegetationsperiode, wie es etwa Mitte August eintritt, ist die Farbe dunkelbraun; um diese Zeit streuen die Pflanzen ihren Samen aus und die bis dahin ziemlich frischen Stengel trocknen zusammen; diese, dann schwärzlich aussehenden, allmählig aber wieder bleich werdenden, abgestorbenen Stengel findet man sehr häufig noch im folgenden Jahre und sie bieten ein Mittel, um das ganze Jahr hindurch das unterirdische Leben der Pflanze zu studiren.

*) Pringsheim, Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Band VIII, Heft 4 (1872) p. 575—582.

Der Stengel ist normal beblättert, aber die Blätter selbst sind scheidenartig, abortiv; eine sehr starke Scheide umgiebt die Stengelbasis. Die Anatomie des Stengels ist nicht complicirt.

Es lassen sich an ihm vier Schichten unterscheiden, welche die Figur 4, ein Theil des Stengellängsschnittes, zeigt. Die äusserste Schicht bildet die Epidermis, bestehend aus engeren Zellen; sie ist spaltöffnungslos. Auf sie folgt ein mächtig entwickeltes Rindenparenchym, locker zusammengefügt, aus lang gestreckten Zellen bestehend, und auf dieses die Schicht der Fibrovasalstränge.*) Letztere, selbstverständlich geschlossen, sind eingebettet in stark verholztes Prosenchym, welches dem Stengel seine Festigkeit verleiht, und so bilden sie einen festen, zusammenhängenden Ring; dieser endlich schliesst das sehr hinfällige Markparenchym ein. Die Fibrovasalstränge enthalten häufig zwei Xylemgruppen, die eine dem Marke und die andere der Rinde zugekehrt, doch fehlt die letztere den kleineren Strängen. Die Figur 3 stellt einen solchen Strang bei starker Vergrösserung dar; das Xylem bestand hier, wie wohl immer in Neottia, nur aus Gefässen. Das einschliessende verholzte Prosenchym ist in der Figur gleichfalls deutlich zu erkennen.

Die Blätter, deren Zahl vielleicht 6—10 beträgt, sind abortiv, scheidenartig, ohne irgend eine ausgebreitete Lamina, und so um den Stengel gerollt, dass die sonst vom Lichte abgewandte untere Seite nach aussen gekehrt und also dem Lichte exponirt ist. Bemerkenswerth ist in ihrer Anatomie nur der völlige Mangel an Spaltöffnungen, wie schon von allen früheren Autoren bekannt gemacht ist. Ihre Epidermis ist aber nicht so stark incrustirt, dass man den Austausch von Gasen durch dieselbe für unmöglich halten müsste. — Zahlreiche Fibrovasalstränge durchziehen das Blatt in normaler Weise.

So interessant auch die Betrachtung der Morphologie der Blüthe ist, so erscheint sie doch dem Zwecke dieser Abhandlung fremd, und es ist aus ihr nur das für vegetative Verhältnisse Interessante hervorzuheben. Dies betrifft zunächst das Colorit der Blüthe, welches abweichend von sonstigen Corollenfärbungen aus demselben Braun besteht, wie die vegetativen Theile der Pflanze.

*) In der Terminologie schliesse ich mich dem Lehrbuch von Sachs an.

Das Wichtigste aber ist die Bildung der ebenso zahlreichen als kleinen Samen. Leider konnte ich trotz zahlreicher sorgfältig angestellter Aussaaten die Fortentwicklung der Samen nicht beobachten; ihre Ausbildung scheint auch in der Natur mit grossen Schwierigkeiten verknüpft zu sein; denn was für ein schlechtes Verhältniss besteht zwischen der enormen Zahl jährlich producirter Samen und der in unseren Wäldern lebenden Exemplare, noch dazu, wenn man bedenkt, dass letztere perenniren!

Die geringe Ausbildung des Samens weist darauf hin, dass die keimenden Pflänzchen wenigstens nicht zur Ernährung aus der Luft geschaffen sind; dieselben besitzen nämlich eine absolut geringe Menge von Reservestoffen (Oel), welche, soweit man schätzen kann, mit Nothdurft ausreichend sind nur für die erste Weiterbildung des „embryo indivisus". Interessant ist es, zu betrachten, welche Familien ausser den Orchideen noch einen Embryo indivisus besitzen; es sind die Monotropeen und Pyroleen, die Cytineen, Balanophoreen, Burmanniaceen, Philydreen und Triurideen, nur Familien mit anerkannter oder wenigstens höchst wahrscheinlicher anomaler Ernährung. Zwar wird auch noch den Lentibularien ein Embryo indivisus zugeschrieben, doch könnte vielleicht eine genaue Samenuntersuchung auch hier Cotyledonen auffinden, wie es A. de Jussieu bei den Penaeaceen*) gethan hat, denen man sonst einen Embryo indivisus zuertheilte.

3. Organographie und Anatomie des Rhizomes.

Das Rhizom geht in den Stengel ganz allmählig über; eine äusserlich scharf bezeichnete Grenze zwischen beiden existirt nicht. Will man eine solche festsetzen, so muss es die Stelle sein, an welcher die höchste Wurzel seitlich befestigt ist; diese muss noch dem Rhizom angehören und der darüber liegende Theil der Hauptaxe mag zum Stengel gerechnet werden. Das Rhizom ist seiner ganzen Länge nach mit kleinen Scheiden besetzt; von Irmisch und Prillieux wird deren Zahl auf 6—10 angegeben. Sie

*) Annales des sciences naturelles. III sér., tome 6.

nehmen nach oben hin an Grösse zu; in ihren Achseln befinden sich kleine Knospen.

Gewöhnlich ist das Rhizom bogenförmig gekrümmt, so dass sein mittlerer Theil am tiefsten liegt. Ein solches Rhizom stellt die Figur 2 auf Tab. I. dar; die Figur 1 dagegen zeigt, dass auch zuweilen gestreckte Rhizome vorkommen.

Das Rhizomende, welches zugleich das Ende der ganzen Hauptaxe der Pflanze bildet, ist zur Blüthezeit ganz verschrumpft und nicht lebenskräftig; es setzt sich durchaus nicht in eine Wurzel fort, sondern sämmtliche vorhandene Wurzeln treten seitlich aus dem Rhizom hervor.

Die Anatomie des Rhizomes stimmt mit der des Stengels im Wesentlichen überein, nur wird dieselbe durch zwei Umstände etwas complicirter gemacht: 1) wird das Rindenparenchym von den zu den Wurzeln gehenden Fibrovasalsträngen durchsetzt, und 2) tritt in mehreren der Epidermis nahe gelegenen Zellschichten eine weiter unten zu besprechende braune Materie auf.

Die Rhizomanatomie erläutert die Figur 5 auf dem Querschnitte:

Auf die aus kleinen Zellen gebildete Epidermis folgen 2 bis 3 Zellreihen von gleicher Bildung, darauf 1—2 Reihen grösserer, mit braunem Stoff erfüllter Zellen, dann der Rest des Rindenparenchyms, mit grossen Stärkemehlmassen erfüllt; wie im Stengel folgt dann ein ausgedehnter Ring von Holzprosenchym, in welchem die Fibrovasalstränge in zwei Reihen liegen (im Stengel waren sie einreihig); sie sind kleiner als die im Stengel liegenden, aber weit zahlreicher; endlich folgt das Mark, wiederum mit Stärke erfüllt.

Entweder an die Fibrovasalstränge selbst oder doch wenigstens an das dieselben umgebende Prosenchym legen sich in directem Uebergange die zu den Wurzeln gehörigen Fibrovasalstränge an; letztere laufen aber häufig bogenförmig durch das Rindenparenchym, so dass sie zuweilen auf Querschnitten betrachtet in diesem zu enden scheinen, wie es aber wirklich niemals geschieht. (Solche schief abgeschnittene Stränge sind die in der Figur mit den Zahlen 5 und 7 bezeichneten Wurzelstränge.)

4. Organographie und Anatomie der Wurzel.

Eine Hauptwurzel hat, wie schon gesagt, die Neottia nicht; sie besitzt nur eine grosse Menge von Nebenwurzeln, die einzeln aus dem Rhizome hervortreten. Alle Autoren haben diese Wurzeln als adventive bezeichnet; ich selbst scheue mich, diesen Ausdruck zu gebrauchen. Denn wenn wir der herrschenden Terminologie folgen wollen, so müssen wir Adventivbildungen so definiren, wie es in Sachs Lehrbuch geschehen ist: „Alle nicht acropetalen seitlichen Gebilde können als adventive bezeichnet werden, wenn sie keine bestimmte Reihenfolge haben ...." Nun ist aber die Entstehung der seitlichen Wurzeln der Neottia eine ganz bestimmte; beim Fortwachsen der jungen Triebe treten die jüngsten Wurzeln immer dem vorderen Rhizomende am nächsten auf; sie sind also sehr wohl acropetal, nur sind hier die jüngsten Seitenwurzeln der Stammspitze am nächsten, während sie der Regel nach der Wurzelspitze am nächsten sein sollten; dass dies aber nicht der Fall sein kann, liegt in dem Mangel einer Hauptwurzel. Die Ordnung aber, in der die Seitenwurzeln stehen, ist eine streng geregelte, und daher bilden sie eine sehr dichte Spirale um das Rhizom.

Dies veranschaulicht gleichfalls Figur 5, wo die den austretenden jungen Wurzeln beigefügten Zahlen ihre Reihenfolge andeuten sollen; die Spirale ist darnach die $^5/_8$-Stellung.

Der Grund für die sonderbare Stellung der Wurzeln scheint darin zu suchen zu sein, dass die Hauptaxe der Neottia zwei Vegetationspunkte besitzt, nämlich ausser dem gewöhnlichen terminalen noch einen zweiten an der Grenze zwischen Stengel und Rhizom. Die Neubildung der Wurzeln an dieser Stelle zeigt eben dort einen Vegetationspunkt an. Darum aber möchte ich auch den Ausdruck Adventivwurzeln für diese Pflanze verwerfen und ihr lieber Rhizomseitenwurzeln zuschreiben, durch welchen Ausdruck bezeichnet werden soll, dass ihre Wurzeln seitlich am Rhizom genau acropetal entstehen. Gegen die Meinung, dass die Wurzeln als Adventivgebilde anzusehen seien, spricht hier auch der Umstand, dass sie die Rhizomepidermis beim Hervorwachsen nicht durchbrechen. Sehr richtig sagt Irmisch: „Es erhebt sich die Oberhaut der Axe an der Stelle, wo eine Wurzel sich ent-

wickelt, mit dieser letztern in der innigsten Verbindung bleibend und sie organisch überziehend." Gegen diese ganz richtige Beobachtung spricht allerdings Prillieux*), indem er das Durchbrechen der Epidermis gesehen zu haben behauptet; aber nach meinen Beobachtungen ist die ältere Ansicht die richtige. — Die genauere Wurzelanatomie zeigen die Figuren 6 und 7. Die Anordnung der Gewebe auf dem Querschnitte ist folgende: Wie im Rhizom folgt auf die Epidermis eine doppelte Zellreihe von gleicher Bildung, dann eine Doppelreihe von mit der bewussten braunen Materie erfüllten Zellen, welche dieselbe Grösse besitzen als die dann folgenden, viel Stärkemehl enthaltenden Parenchymzellen; gegen die Mitte zu verkleinern sie sich zu einer Gefässbündelscheide, welche den centralen Fibrovasalstrang einschliesst.

Ein Vergleich dieses Stranges (Figur 7) mit einem Strange der Hauptaxe (Figur 3), spricht sehr gegen die Meinung Irmischs, dass vielleicht die Rhizomseitenwurzeln nur Ausstülpungen der Hauptaxe (des Rhizomes) seien; die Stränge sind nämlich gänzlich verschieden.

In dem centralen Wurzelstrange liegt das Xylem zerstreut, zahlreiche Gruppen bildend, welche nicht selten mit einander zu langen Reihen verschmolzen sind. Das Centrum wird von parenchymatischen Zellen gebildet, welche reichlich Stärke führen; nicht Stärkemehl-haltiges, engmaschiges Phloëm bildet die Peripherie des Stranges und giebt allerdings, bei der Auffassung der Organe als Wurzeln, den Strängen ein befremdendes Aussehen.

Am deutlichsten spricht aber für die wahre Wurzelnatur der seitlichen Rhizomgebilde die Betrachtung des Vegetationskegels derselben, welchen Figur 6 darstellt. Wir sehen hier die Epidermis als Wurzeldermatogen auftreten und eine Wurzelhaube von etwa 4 Zellreihen bilden. Die Curven des Grundgewebes lassen sich bis nahe zum Scheitel verfolgen. In den obersten Pleromzellen der Figur sieht man die ersten Spiralgefässe entstehen, in den obersten peripherischen Periblemschichten das erste Auftreten des braunen Stoffes in Gestalt zarter Fasern. Näher am Scheitel fehlt derselbe; in derselben Höhe, wo er zuerst

*) l. c. pag. 275.

auftritt, beginnen die übrigen Zellen des Periblems reichlich Stärkemehl zu führen.

Auf zwei Umstände, die in der Wurzelanatomie hervertraten, ist ein besonderes Gewicht zu legen, nämlich 1) auf das Vorhandensein des viel erwähnten braunen Stoffes in ganz bestimmten Zellreihen, und 2) auf den gänzlichen Mangel irgend welcher Ausläufer oder Seitenäste der Wurzeln, die nicht einmal Haare besitzen.

1. Der braune Stoff ist schon von Schacht bemerkt. Irmisch giebt keine Erklärung von ihm. Erst Prillieux unterzieht ihn einer genaueren Beobachtung und bemerkt, dass er dicht von Fasern durchzogen ist, welche er für Pilzmycelium erklärt. Die braune Farbe schreibt er einem an und für sich vorhandenen Stoffe zu, der sowohl der Neottia selbst als auch dem Mycelium zur Nahrung diene; es ist aber nicht schwer zu sehen, wenn nur die Vergrösserung genügend ist, dass die Zellen ihre braune Farbe hier allein dem Mycelium verdanken, da sich die Farbe in den Zellen nur soweit erstreckt, als das Mycelium reicht. Anders allerdings verhält es sich bei anderen Orchideen. — Dieselben Myceliumfäden, sowohl weiss als braun gefärbt, findet man in der Holzerde überall, sehr dicht allerdings immer in der Umgebung der Neottiawurzeln. Sehr lehrreich ist es, ihr erstes Auftreten in der jungen Wurzelspitze zu beobachten. Wie in Figur 6 ersichtlich, finden sich die Fäden zuerst in den zwei äussersten aus grossen Zellen gebildeten Reihen, welche äusserlich nur von den drei Epidermoïdalschichten umgeben werden; beim Fortwachsen der Wurzel erhält sich das Mycelium immer in dieser geringen Distanz vom Vegetationspunkt, indem es die jüngeren Zellen derselben Curve durchdringt.

Dies constante Auftreten eines Parasiten in ganz bestimmten Gewebeschichten des ganzen unterirdischen Theiles bedarf einer näheren Betrachtung. Aus anatomischen Gründen, so nämlich, dass dem Mycelium nur diese bestimmten Zellschichten zugänglich wären, lässt es sich nicht erklären, da wir das Mycelium nicht einmal in der Epidermis finden. Es entsteht daher die Frage, ob der Grund dafür nicht in mit der Ernährung zusammenhängenden Umständen zu suchen sei, ob nicht vielleicht in diesen Zellschichten den Myceliumfäden eine reichliche Nahrung gegeben werde? Ich werde auf diese Frage an geeigneter Stelle zurück-

kommen, und jetzt nur noch in Uebereinstimmung mit allen Autoren hervorheben, dass sich ganz dieselbe Erscheinung bei allen darauf untersuchten Orchideen gezeigt hat.

2. Da eine äusserliche Untersuchung der dicken Wurzeln zeigt, dass dieselben ganz isolirt im Boden sich befinden, ohne sich in oder an eine andere lebende Pflanze zu drängen, so ist der gänzliche Mangel irgend welcher feineren Hervorragungen aus den Wurzeln sehr beachtenswerth, denn er beweist völlig, dass die Neottia unmöglich parasitisch sein kann. Kein Ausläufer, kein Haustorium, wie Bowman es an Lathraea beobachtete, findet sich hier. Ich habe eben zur genauen Feststellung dieses Factums zahlreiche Schnitte sowohl durch die Wurzeln selbst als auch durch das Rhizom gemacht und sogar bei starken Vergrösserungen die Epidermis untersucht: Nichts war an ihr zu bemerken als das Hinaustreten einiger Myceliumfäden, und auch dieses nur selten. Darüber aber, dass die fraglichen Fäden auch wirklich Myceliumfäden sind und nicht etwa zur Neottia selbst als Ausläufer gehören, darüber kann kein Zweifel walten, wenn man nur die Fäden betrachtet. Am deutlichsten sind sie, wie schon gesagt, bei ihrem ersten Auftreten in den Zellen zu erkennen, wo sich ihre Myceliumnatur offenbar kundgiebt; ausserdem treten sie fast gar nicht aus der Wurzel heraus, sondern vegetiren freudig in deren Innerem, und endlich finden sie sich häufig fern von der Neottia.

Noch ein anderer Umstand ist hier ausdrücklich hervorzuheben. Nicht sehr selten findet man das ganze Nest von Wurzeln flach auf starken Baumwurzeln aufsitzen, was auf den ersten Anblick den Eindruck eines parasitischen Lebens machen kann und gewiss früher gemacht hat. Aber dieses Zusammensitzen ist ein rein zufälliges; nicht der geringste Zusammenhang zwischen der Buchen- und Neottiawurzel ist zu bemerken; hat man die Erde um beide herum vorsichtig entfernt (und ich habe solche Fälle wiederholt genau studirt), so kann man die Neottia von der Buchenwurzel abheben, ohne den geringsten Widerstand zu spüren, und die Stelle der Buchenwurzel, die der Neottia zur Unterlage diente, zeigt sich frei von irgend welchen Eindrücken und besitzt eine völlig unversehrte Rinde. Auch die zarten Würzelchen der Buche, die man stets zwischen dem Neottia-Wurzelneste findet, weil sie überhaupt in dichten Buchenwäldern an keiner

Stelle des Bodens fehlen, stehen in gar keinem Zusammenhange mit den Neottiawurzeln. Wäscht man das Wurzelnest vorsichtig in fliessendem Wasser aus und präparirt man unter Wasser alle Wurzeln von Erde frei, so fallen die Buchenwürzelchen stets frei ab, und keine bleibt an einer Neottiawurzel haften, wenn sie nicht vielleicht zwischen zwei benachbarten Wurzeln mechanisch eingeklemmt sein sollte. Auch in diesem Falle fällt sie frei ab, wenn man die eine der beiden klemmenden Neottiawurzeln abschneidet.

In dieser Sache kann nicht der geringste Zweifel mehr existiren, und ich stimme aus voller Ueberzeugung den Beobachtungen meiner Vorarbeiter bei, welche die Neottia für nicht parasitisch erklärt haben.

5. Die vegetative Reproduction.

Für die Biologie der Pflanzen ist die vegetative Reproduction, also die Erhaltung der Mutterpflanze selbst, von der grössten Bedeutung. Bei Bäumen und Sträuchern wird sie einfach bewirkt durch Knospenbildung am oberirdischen Pflanzentheil, bei Stauden dagegen findet sie in mannigfaltiger Weise am Rhizom statt; stets müssen die Knospen angelegt werden zu einer Zeit, wo die Mutterpflanze noch in kräftiger Vegetation ist.

Die vegetative Reproduction bildet in Irmischs Werke den Haupttheil; auch Neottia hat er seinen Beobachtungen unterzogen, und es bedürfte hier nur einiger Zusätze zu denselben, wenn nicht die Arbeit von Prillieux eine viel ausführlichere Besprechung dieses Gegenstandes verlangte.

Wie schon aus der kurzen Uebersicht seiner Arbeit hervorgeht, ist gerade die Sprossbildung aus den Wurzelspitzen das Wichtigste, was dieselbe enthalten soll. Auf diese seltsame Art und Weise von vegetativer Reproduction ist übrigens zuerst von Reichenbach aufmerksam gemacht. Ich selbst habe mir ein ganz vorurtheilfreies Bild von der Sprossbildung entwerfen können, weil ich dieselbe in der Natur eher studirte, als ich die Arbeit von Irmisch sowohl als von Prillieux kannte. Das Resultat meiner zahlreichen Untersuchungen, die ich nach Kenntnissnahme von Prillieux's Theorie nochmals genau prüfte, ist, dass ich die

von Irmisch gegebene Erklärung des Perennirens als richtig anerkennen und die von Prillieux gegebene verwerfen muss.

Schon oben wurde bemerkt, dass in den Achseln der Rhizomscheidenblätter sich Knospen befinden. Diese fehlen in keiner Achsel, sind aber in den untersten sehr klein und verkümmert, während namentlich die Knospe des obersten Scheidenblattes schon früh eine enorme Grösse erreicht. Schon zur Blüthezeit nämlich ragt sie als ein starker Wulst weit unter dem Deckblatte hervor, und im Innern lässt sie die ganz jungen Blüthenknospen in vollständiger Reihenfolge am Stengel erkennen. Diese jungen Blüthen hat Irmisch benutzt, um die Entstehung der verschiedenen Blüthenorgane an Neottia zu verfolgen.

Die Axillarknospen der nächst unteren Niederblätter sind auch ziemlich gross; gewöhnlich stehen sie aber an Grösse dem obersten Triebe nach und zeigen bei der Untersuchung auf Längsschnitten, wenn sie sehr klein sind, nur Blätter und keine junge Blüthenknospen; nur Blätter enthaltende axillare Triebe entwickeln sich aber hier niemals weiter. In bei weitem den meisten Fällen bildet sich die oberste Achselknospe mächtig aus; sie erhält ein starkes Längswachsthum, ihre Basis verlängert sich und alsbald bilden sich unter der von Blattscheiden umhüllten Spitze die Anlagen zu den ersten Rhizomseitenwurzeln; der junge Trieb wächst meistens zuerst in einer vom Lichte abgewandten Richtung, dem Erdinnern zu; zur Zeit der Fruchtreife am Mutterstamm aber ist seine Richtung gewöhnlich verändert und seine Terminalknospe schon nach oben gekehrt; die Rhizomseitenwurzeln sind vollständig ausgebildet, sie sind alle in acropetaler Reihenfolge entstanden. Um diese Zeit nun beginnt der Zusammenhang des jungen Triebes mit der Mutterpflanze zu lockern; Mitte August kann man beide schon mit grosser Leichtigkeit von einander trennen. Es ist zu bemerken, dass um diese Zeit, wo der blüthentragende Stengel seine Function erfüllt hat, das zu ihm gehörige Rhizom verfault und mit ihm die Wurzeln, an der Basis zuerst. Es fault damit auch der Zusammenhang zwischen altem und neuen Triebe ab, und wenn man im Herbste eine Neottia ausgräbt, so findet man ihren unterirdischen Theil schon verfault, aber in unmittelbarer Nachbarschaft mit dem verfaulten Stocke eine schlafende junge Pflanze. Es perennirt also Neottia in der Art, dass sie an die Stelle der Mutterpflanze eine völlig

neue Tochterpflanze setzt, nicht aber die Mutterpflanze selbst erhält.

Die Regel ist, dass eine Tochterpflanze gebildet wird; davon sind aber zwei Ausnahmen zu bemerken; man kann nämlich sowohl gar keinen entwickelten jungen Trieb, als auch deren zwei oder noch mehrere, letzteres am seltensten, finden. (Will man die erstere Ausnahme beobachten, so wähle man schwächlich aussehende Mutterpflanzen, zur Beobachtung der zweiten Ausnahme hat man jedenfalls sehr kräftige Exemplare auszuwählen). Eine Erklärung dieser Ausnahmen werde ich bei Besprechung der Ernährung geben.

Wie der junge Spross entstanden sei, ist dem nicht ungewiss, der die Entwickelung der Axillarknospen beobachtet hat. Man sieht ganz klar, dass das Neottia-Rhizom als ein Sympodium zu betrachten ist.

Sehen wir nun, zu welcher schwierigen Hypothese Prillieux greifen musste, um der Neottia eine Reproduction zuzuschreiben, die offenbar viel complicirter sein muss, als die eben gezeigte.

Zunächst stellt er folgenden Satz auf: Die Axillarknospen entwickeln sich nicht; Neottia hat zwar die Anlage zu einem Sympodium, aber sie stirbt, ehe sie diese Anlage ausgebildet hat.

Diesem Satze kann ich nur die eben gegebene, beobachtete Entwicklungsgeschichte der Axillarknospen entgegenstellen. Eine vollendete Anlage zur Erhaltung eines Gewächses, mit allen Nährmitteln ausgerüstet, ist niemals zum Fehlschlagen, sondern stets zur Entwicklung bestimmt.

Es schreibt nun Prillieux der Neottia Monocarpie zu. Er findet dies bestätigt dadurch, dass er schon im Herbst beim Nachgraben ihr Rhizom verfault gefunden habe. Allerdings, wenn vom Rhizom des im Juni blühenden Stengels die Rede ist; im Uebrigen kann ich bemerken, dass ich mir mitten im Winter mit Sicherheit die jungen Triebe der Neottia verschaffte durch Ausgraben der Rudimente von abgeblühten Stengeln. Dass hiervon Ausnahmen stattfinden können (kein Trieb zur Entwicklung gelangt) ist schon gesagt.

Nun endlich erörtert Prillieux, dass in gewissen Fällen Neottia sich trotzdem vegetativ erhalten könne, indem, wenn schon das Rhizom abgefault sei, die Wurzeln noch ein selbstän-

diges Leben führten, an ihrer Spitze eine blättertragende Adventivknospe bildeten und selbst zu einem Rhizome würden.

Die einzelnen Abbildungen, welche diese Entstehung veranschaulichen sollen, sind richtig, aber der Causalnexus zwischen den einzelnen Stücken ist verfehlt. Während nämlich die ersten Nummern der betreffenden Figuren an ihrem Ende kolbig verdickte Wurzeln darstellen, wie sie bei Neottia sehr häufig sind, ohne dass sie eine verschiedene Structur besässen, so stellen die folgenden Nummern die Axillarknospen dar, welche man mit meinen Figuren 1 und 2 vergleichen mag. Es sind also Wurzeln und junge Triebe in einen nicht existirenden Zusammenhang gebracht. An der verfaulten Pflanze allerdings kann man nicht mehr erkennen, ob die neben ihr im Boden liegenden jungen Triebe Seitensprosse waren oder aus einer Wurzel hervorgingen; verfolgt man aber die Ausbildung der jungen Triebe an der noch vegetirenden Hauptpflanze, so wird man niemals eine Umbildung der Wurzeln zu Rhizomen bemerken können; sondern stets, wo ein junges Rhizom am Mutterstamm sich zeigt, da wird man an der Stelle des Zusammenhanges ein Scheidenblatt bemerken (Niederblatt), welches die Basis des jungen Rhizomes von unten überdeckt und in dessen Achsel dieses als Axillarknospe entstand. An den im Herbst fertig gebildeten jungen Rhizomen findet man schon wieder den obersten Achselspross deutlich entwickelt, wie dies Figur 2 zeigt.

Die mikroskopische Abbildung Prillieux's über die Umwandlung der Wurzel in ein Rhizom besagt so viel wie nichts, da ihr Vegetationspunkt nur ein Nebelmeer darstellt, der untere Theil aber entschieden Wurzelanatomie zeigt.

Da ich also mit keiner Beobachtung den Ansichten Prillieux's zur Seite treten kann, dagegen stets mit der grössten Klarheit die normale Sympodienbildung verfolgt habe, so halte ich es für gerechtfertigt, die Meinung Irmischs über die vegetative Reproduction der Neottia wieder herzustellen und die andere zu verwerfen. Darum aber musste dieser Gegenstand so ausführlich behandelt werden, weil eine wirkliche Bildung eines Stengels aus einer Wurzelspitze ein sonst ganz unerhörter Fall war und weil sich aus diesem Grunde die Umbildung der Neottia-Wurzeln in den neueren Lehrbüchern als ein Fundamentalexperiment der Natur angeführt findet.

6. Physiologische Untersuchungen.

Während das vorher Besprochene theilweise schon von Anderen untersucht war, so ist die Physiologie der Neottia noch fast gar nicht Gegenstand der Untersuchungen geworden, weshalb auch keine Ernährungstheorie derselben hat aufgestellt werden können. Im Folgenden werde ich versuchen, diesem Mangel etwas abzuhelfen.

Eine vorurtheilsfreie Untersuchung musste festzustellen suchen, ob die Neottia nicht trotz der Spaltöffnungslosigkeit ihrer Epidermis und nicht trotz ihrer äusserlichen Chlorophyllarmuth Kohlensäure zersetzen könne. Ich stellte daher Respirationsversuche an. Die angewandte Methode war dieselbe wie die von Dr. Pfeffer in den „Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg", Heft I, beschriebene, nur mit einer Umgestaltung des Apparats zur Aufnahme ganzer Pflanzen. Der angewandte Apparat, auf dessen Beschreibung ich bei einer anderen Gelegenheit wohl mehr Worte werde verwenden können, bestand aus folgenden Stücken: Ein weites Glasrohr, dessen unverengte Mündung sich durch einen Gummipfropfen fest verschliessen liess, diente zur Aufnahme der respirirenden Pflanzen. In dem Pfropfen steckte ein enges Glasrohr, welches durch übergezogenen Gummischlauch und in letzteren eingesteckten Glasstab gerade so zum Aufsaugen von Luft und zum festen Verschluss eingerichtet war, wie der obere Theil der Pfefferschen Apparate. Fast senkrecht zur Längsaxe des weiten Glascylinders war ein engeres, in der ganzen Länge calibrirtes Glasrohr angeschmolzen, welches zu den volumetrischen Bestimmungen diente, Es stand beim Gebrauche vertical (der weite Cylinder also fast horizontal) und tauchte unten in ein Quecksilbergefäss.

Das Aufsaugen des Quecksilbers im Maasrohr, Zuführen von Kohlensäuregas und alle anderen Operationen wurden nach der Pfefferschen Methode vorgenommen; nur konnte eine ganze Pflanze von der Grösse der Neottia nicht durch das Quecksilber hindurch aus dem Gasometer entfernt werden, sondern sie musste neben dem absorbirenden Kalihydrat liegen bleiben. Dieser Uebelstand der Methode musste dadurch ausgeglichen werden, dass die Kalilauge so früh zur Absorption der noch übrig ge-

bliebenen Kohlensäure auf den Quecksilbermeniskus gebracht wurde, als es der Voraussetzung nach geschehen musste, um den ganzen Versuch zu gewünschter Stunde beendigt zu sehen.

Zu diesem Zwecke waren viele Voruntersuchungen und Proben über die Geschwindigkeit der Kohlensäureabsorption in dem Apparate nothwendig.

Ich verglich die Neottia mit einer spaltöffnungsreichen und chlorophyllgrünen Orchidee, die an ähnlichem Standorte gewachsen war, mit Orchis maculata. Beide Pflanzen wurden am Morgen frisch aus dem Holze geholt und Mittags in je einen Respirationsapparat gesetzt. Um den Gesammteffect ihrer Ernährungsthätigkeit zu beobachten und nicht etwa den einzelner Organe, wurde von beiden Pflanzen der ganze oberirdische Theil, inclusive Blüthen, in den Apparat gesetzt. Die Beleuchtung war stark; directer Sonnenschein wurde durch vorgesetzte Schirme von starkem, weissen Papier vermieden, da die benutzten Exemplare an ihrem natürlichen Standorte fast nie von einem Sonnenstrahle getroffen waren.

Nach allen nothwendigen Versicherungsmaasregeln erhielt die Neottia am Nachmittage 3^h zugefügt 4,35 Cbcm. Kohlensäure (diese Quantität betrug etwa 6 % von dem Gesammtvolum des Gasometers); am Abend um 6^h wurde das Kali zugesetzt, bis dahin war der Stand der Quecksilbersäule unverändert geblieben, wie es stets der Fall ist; jetzt stieg sie erst rasch, dann immer langsamer; am Abend gegen 8^h 30′, wo die Dunkelheit eintrat, betrug die vom Kali absorbirte Kohlensäuremenge 2,87 Cbcm. (Die Absorption schien aber noch nicht ganz beendet zu sein.) Am Morgen 4^h des folgenden Tages, wo die Quecksilbersäule eine constante Höhe erlangt hatte, betrug die vom Kali absorbirte Kohlensäuremenge 3,47 Cbcm. Es hatte mithin die Neottia in fast gleicher Zeit von Beleuchtung und Dunkelheit einen Gewinn von

4,35 — 3,47 = 0,88 Cubikcentimeter Kohlensäure

gemacht.

Dieselben Verhältnisse, gleichzeitig beobachtet, waren bei der Vergleichspflanze von Orchis maculata folgende:

hinzugefügte Kohlensäuremenge . . . . 3,90 Cbcm.
bis zum Abend (8^h 30′) vom Kali absorbirte
Kohlensäure . . . . 1,30 „

bis zum anderen Morgen (4^h) vom Kali absorbirte Kohlensäure . . . . 1,65 Cbcm.

Es hatte also die Orchis maculata in gleicher Zeit von Erleuchtung und Dunkelheit einen Gewinn gemacht von

3,90 — 1,65 = 2,25 Cubikcentimeter Kohlensäure.

Ein zweiter Versuch, der mit einem kräftigen Exemplare der Neottia allein angestellt wurde, hatte als Resultat, dass unter gleichen Verhältnissen als beim ersten Versuche (auch diese Pflanze war frisch aus dem Holze geholt worden), der Gesammteffect von respiratorischer Thätigkeit in gleichen Zeiten von Helligkeit und Dunkelheit fast gleich Null war. Die Pflanze hatte am Abend noch 0,5 Cbcm. Kohlensäure behalten; dies Quantum ging aber in der Nacht bis auf 0,1 Cbcm. wieder verloren.

Diese Versuche zeigen, dass die Neottia in der That im Stande ist, etwas Kohlensäure zu zerlegen, zu assimiliren, dass aber diese assimilirte Kohlensäurequantität durchaus nicht den alleinigen Nährstoff dieser Pflanze bilden kann. Denn zur Zeit des Sommersolstitiums ging fast die Hälfte der am ganzen Tage, und zwar an und für sich geringen assimilirten Kohlensäurequantität in der Dunkelheit wieder verloren, weil um diese Zeit die Tageshelle doppelt so lange dauert als die Dunkelheit der Nacht; experimentirt wurde aber nur mit gleichen Zeiten von Helligkeit und Dunkelheit, und dabei ergab sich fast kein Ueberschuss von assimilirter Kohlensäure. Dabei war aber die Neottia in Verhältnissen, welche nach unseren Erfahrungen an anderen Pflanzen einer Assimilation sehr günstig sein mussten, da sie für ihre Verhältnisse eine grosse Beleuchtung und eine sehr günstige Kohlensäurequantität besass. Es lässt sich annehmen, dass sie an ihrem natürlichen Standorte viel weniger Kohlensäure zersetzt haben würde. Dass aber überhaupt etwas Kohlensäure zersetzt wurde, das ist ein überraschendes Resultat, und es drängt sich einem Jeden die Frage auf: Sollte die Neottia trotz ihrer braunen Farbe Chlorophyll besitzen, da unsere Erfahrungen lehren, dass nur mittelst des Chlorophylls eine Ernährung aus der Luft stattfinden kann?

Diese Frage führt uns unmittelbar zur Untersuchung des Farbstoffes, und es zeigt sich wirklich, dass die Neottia nicht chlorophylllos ist.

Das Fundamentalexperiment, welches Jeder mit der grössten

Leichtigkeit anstellen kann, ist folgendes: Setzt man eine Neottia, am besten in der Fülle der Vegetation, in ein Gefäss mit Alkohol (ich benutzte solchen von 90 %), so wird man nach wenigen Minuten sehen, dass die braune Farbe einer grünen weicht. Die Färbung wird am oberirdischen Theile ganz allgemein; der Stengel, die Blätter, die Ovarien und die Blumenblätter namentlich färben sich leuchtend grün; das Grün hat den hellen Ton vieler Orchideen, wie z. B. von Ophrys myodes. Bis zur Grünfärbung der ganzen Pflanze hat der Alkohol eine gelbliche Färbung angenommen; nunmehr färbt er sich braun, wobei gleichzeitig auch die grüne Farbe der Neottia verschwindet; man kann die schöne Erscheinung oft nur wenige Minuten beobachten. Später ist die Farbe des Alkohols und der Neottia gleichmässig braun; auch wenn man letztere im Moment des Ergrünens in Wasser abwäscht, gelingt es nicht, ihr die grüne Farbe dauernd zu erhalten.

Dies interessante Factum ist von Wiesner schon in der Botanischen Zeitung von 1871 bekannt gemacht. In der oben citirten ausführlicheren Abhandlung giebt dann Wiesner an, dass als die Träger des Chlorophylls die überall vorkommenden braunen Farbstoffkörperchen auftreten, da diese allein zum Ergrünen zu bringen sind. Was die braunen Farbstoffkörperchen selbst anbetrifft, so genügt darüber die kurze Erklärung Wiesners:

„Sowohl in den Hautgeweben, als auch im Grundgewebe aller Organe der Neottia finden sich licht bräunlich gefärbte Farbstoffkörperchen vor, meist von zweispitziger aber auch von rundlicher Form, die entweder im farblosen Zellsafte suspendirt sind, oder in farblosen Plasmasträngen liegen, oder aber — und dies ist der häufigste Fall — den Zellkern ganz oder theilweise bedecken und dann manchmal in denselben hinein ragen.“ *)

Dass die grüne Farbe wirklich von Chlorophyll herrühre, bewies Wiesner dadurch, dass der erhaltene Farbstoff sich in allen für Chlorophyll bekannten Lösungsmitteln löst und dass er die bekannte rothe Fluorescenz zeigt. Er meint dagegen, optisch liesse er sich nicht nachweisen. Es wäre zu bedauern, wenn

---

*) L. c. pag. 576. Dazu Figur 1 auf Tafel XXXIX. In der Wurzel fand ich keinen Chorophyllfarbstoff.

dies der Fall wäre, weil jetzt durch die exacten Arbeiten von Kraus über das Chlorophyll dessen scharf markirtes Spectrum sich als das weit beste Erkennungsmittel herausgestellt hat. Darum war es mein Streben, die Wiesnersche Entdeckung dahin zu vervollständigen, dass ich den Neottia-Farbstoff auch spectralanalytisch prüfte.

Als ich die Lösungen dazu auf die vorgeschriebene Weise herstellte, gelang es mir, das Ergrünen der Neottia noch viel schöner zu beobachten, als es beim Hineinthun in Alkohol geschehen kann. Es färbten sich nämlich die Pflanzen beim Auskochen in reinem Wasser ausgezeichnet grün in dem Momente, wo das Wasser in das Sieden gerieth; zu gleicher Zeit färbte sich das kochende Wasser hellbraun.

Es ist der Mühe werth, dieses Verhältniss etwas genauer zu betrachten. Die eben gezeigte Methode, die Neottia zum Ergrünen zu bringen, hat ihren Vortheil darin, dass sie das Chlorophyll der Pflanze intact lässt und dasselbe nur von einem überdeckenden Farbstoff befreit. Darum erhält sich auch das Grün an so behandelten Pflanzen sehr lange Zeit, wenn man sie in reinem Wasser liegend vom Licht entfernt aufbewahrt, und man kann an solchen Exemplaren vergleichende Studien machen. Diese haben gezeigt, dass das Chlorophyll, wenn man seine Quantität beurtheilt nach der grösseren oder geringeren Intensität der Ergrünung, quantitativ verschieden ist sowohl für verschiedene Individuen überhaupt, als auch für verschiedene Entwicklungszustände einund desselben Individuums, als auch endlich für verschiedene Theile an einer bestimmten Entwicklungsstufe eines Individuums.

Von welchen Umständen die verschieden starke Färbung in verschiedenen Individuen abhängt, wage ich nicht zu entscheiden; doch konnte ich mit Bestimmtheit bemerken, dass die Chlorophyllmenge ihr Maximum erreicht in den grössten und kräftigsten Exemplaren. Die Chlorophyllentwicklung in demselben Individuum ist zeitlich so vertheilt, dass seine absolut grösste Höhe zusammenfällt mit der vollen Blüthezeit; vorher ist die Pflanze bleich, später wird sie schwärzlich und zeigt im Juli schon kaum noch ein Ergrünen; örtlich ist die Vertheilung des Chlorophylls so, dass die grösste Menge davon in den Perianthiumblättchen enthalten ist, weniger schon in der Epidermis der Ovarien, noch weniger in den Laubblättern.

Kocht man nun derartig behandelte Neottia-Blüthen mit starkem Alkohol aus, so gelingt es bei Verwendung guter Exemplare, eine sehr schöne und intensiv grüne Chlorophylllösung darzustellen.

Dieser Extract zeigt nun, mittelst eines Merzschen Mikrospectralapparates betrachtet, alle Eigenthümlichkeiten des normalen Chlorophylls, sämmtliche sieben Absorptionsstreifen an ihrer richtigen Stelle. Dagegen ist er quantitativ von dem bei anderen Pflanzen vorkommenden Chlorophyll verschieden zusammengesetzt; ein Auge, welches sich an die Vergleichung verschiedener Lösungen gewöhnt hat, wird dies schon ohne Spectrum an der hellgrünen Farbe erkennen, noch besser aber am Verhältniss der benzolischen Kyanophylllösung zu der alkoholischen Xanthophylllösung, wenn man die bekannte Trennungsmethode der beiden Chlorophyllcomponenten vornimmt.*)

Oder auch, wenn man von dem ungetrennten Chlorophyll eine recht verdünnte Lösung im Spectralapparat betrachtet, eine so dünne Lösung, dass Band II—IV**) nicht zu erkennen sind und selbst Band I nicht völlig schwarz erscheint, so wird man doch schon die Bänder V, VI und VII des Xanthophylls zu einem breiten und tiefschwarzen Streifen verflossen sehen.

Das Verhältniss der beiden Chlorophyllfarbstoffe gestaltet sich für das Kyanophyll am günstigsten bei kräftigen Exemplaren, zur Blüthezeit, und zwar in den Blumenblättern. Noch will ich bemerken, dass der durch das Auskochen mit Wasser aus den Blüthen erhaltene braune Farbstoff nichts mit eigentlichem Chlorophyll zu thun hat, sondern als eine fremdartige Verlarvung erscheint. Sein Spectrum besitzt alle Farben, zeigt aber eine Verdunkelung im brechbareren Theile, welche bis zur Linie E hin sich erstreckt und also das Grün verdunkelt.

Eine besondere Eigenschaft des Neottia-Chlorophylls besteht darin, dass es ausserordentlich rasch zersetzbar ist; nach allen Regeln bereitete Lösungen verfärben sich am diffusen Tageslicht

---

*) Nämlich durch Schütteln mit Benzol; vergleiche Krauss „Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe“ pag. 88.

**) Die Bezeichnungsweise ist demselben Werke entlehnt. Vergl. Taf. I, Fig. 4.

sehr schnell und zeigen sich auch noch gegen das in verdunkelten Zimmern herrschende schwache Licht empfindlich, eine Eigenthümlichkeit, die bei Betrachtung der Standortsverhältnisse von Neottia gewiss nicht ohne Bedeutung ist.

Die mikroskopische Analyse des Zellinhaltes von farbstoffreichen Blumenblättern zeigt (bei Anwendung starker Objective und grosser Helligkeit), dass die Wiesnerschen Farbstoffspindeln die wirklichen Chlorophyllträger sind, weil sie die 2 Hauptabsorptionen des Chlorophylls zeigen; die Erscheinung ist dieselbe wie bei Zellen, welche mit sehr kleinen Chlorophyllkörnchen erfüllt sind, nur noch schwieriger zu beobachten.

Glycerin wirkt auf die Farbstoffspindeln contrahirend; lässt man es allmählig einwirken, so gelingt es wenigstens, Praeparate herzustellen, welche die Spindeln als grünliche Körnchen zeigen. Setzt man einem in wenig Wasser liegenden zarten Schnitte eines frischen Blumenblattes starken Alkohol zu, so bleichen sich die Spindeln momentan; darauf ziehen sie sich zu einer kugeligen Masse zusammen, und da zu gleicher Zeit das Zellprotoplasma contrahirt wird, so folgen die Kügelchen der Contraction und lagern sich zahlreich um den Kern und an die Zellwand; alsdann nehmen sie eine schöne und reingrüne Farbe an, zerfliessen aber dann gänzlich und theilen ihre Farbe dem ganzen Zellinhalte mit. Dieses Alles geht im Zeitraume von wenigen Minuten vor sich; später diffundirt der gefärbte Zellsaft im Alkohol.

Wirkt Jod auf die durch Alkohol contrahirten, kugelig gewordenen und gebleichten Farbkörner ein (bei Anwendung von Jodtinctur), so färbt es dieselben rein gelb, wie den Zellkern. Zugleich zeigt die Jodreaction das Vorhandensein sehr kleiner Stärkekörner in vielen Zellen.

Wo eine Assimilationsthätigkeit durch Chlorophyll beobachtet ist, da hat man stets als Product Stärkemehl beobachtet. Da die Neottia nun eine sehr geringe Assimilationskraft besitzt wegen der geringen Kyanophyllmenge in ihr, so liesse sich vermuthen, dass sie auch ein nur geringes Stärkequantum besässe. Aber, wenn wir die Pflanze auf diesen Punkt hin untersuchen, so bemerken wir in ihr eine ganz erstaunliche Menge von Stärke. Dieselbe ist in grösster Menge aufgehäuft im unterirdischen Theile, und hier wiederum am meisten in den jüngeren Wurzeln; sie findet sich dann in grosser Menge in dem die Fibrovasalstränge

begleitenden verholzten Prosenchym des Stengels, dann zerstreut im ganzen Grundgewebe, und endlich noch einmal sehr zahlreich in den dem Lichte zugekehrten Epidermiszellen der Blätter und namentlich im Ovarium.

Zur Demonstration der Stärke im unterirdischen Theile der Pflanze ist Figur 5 geeignet; man erkennt eine grosse Stärkemasse im Mark eingeschlossen; die Schicht der Fibrovasalstränge führt hier nur wenig (im Prosenchym), dagegen das Rindenparenchym um so mehr, bis zu den mit Mycelium erfüllten Zellreihen hin. Dasselbe Verhältniss findet in den Wurzeln statt, wo das Stärkemehl sich nur in der Peripherie und Spitze nicht findet. Im Stengel dagegen ist die Hauptmasse der Stärke in dem Prosenchym der Fibrovasalstränge; hier ist sie also im saftleitenden Gewebe, während sie im unterirdischen Theile der Pflanze in deren chemischen Laboratorium, dem Parenchym, sich findet, jedenfalls ein beachtenswerther Unterschied.

Diese grosse Stärkemasse lässt sich nicht aus der geringen Kohlensäurezersetzung allein herleiten, und man ist daher gezwungen, zwei Entstehungsweisen dafür anzunehmen.

Nämlich, da der Neottia die Spaltöffnungen fehlen, so wird der Gasdiffusionsprocess nur in dem oberflächlichen Gewebe mit einer so genügenden Vehemenz stattfinden können, dass noch eine bemerkbare Kohlensäurezersetzung stattfinden kann. Darum darf man wohl mit Recht die in der Epidermis enthaltene Stärkemenge der Assimilation des Farbstoffes zuschreiben. Die Aufhäufung von Stärke in der Epidermis der Ovarien könnte vielleicht noch durch Wanderung der auf die zweite Art entstandenen Stärke in dieselben erklärt werden, weil in den Ovarien ein grosser Verbrauch stattfindet zum Zwecke der Samenbildung, aber wir finden die Verhältnisse in den rudimentären Blättern ebenso. Hier ist die Blattunterseite, welche wegen der scheidenförmigen Zusammenrollung der Blätter nach aussen steht, in der Epidermis sehr reichlich mit Stärke versehen; dagegen findet sich in der vom Lichte abgewendeten oberen Epidermis kaum ein einziges Körnchen. Diese Verschiedenheit der beiden Blattseiten im Stärkegehalt zeigt deutlich den Einfluss des Lichtes.

Nachdem das Stärkemehl in der Epidermis erklärt ist, bleibt die wichtige Frage nach dem Entstehen der Hauptmasse von Stärke noch übrig. Die Meinung, dass vielleicht die ganze Masse

am Lichte erzeugt sei, ist von vornherein zu verwerfen; die gasometrischen Versuche ergaben einen sehr geringen Effect, ferner, wozu die Spaltöffnungslosigkeit, wozu die Verlarvung des Chlorophylls, wenn die Neottia sich ernähren sollte wie die meisten Pflanzen? Wenn die Luft diese Nährquelle nicht bildet, wenn das gesammte Stärkemehl nicht auf parasitische Weise einer anderen, sich selbständig ernährenden Pflanze entnommen ist, dann muss die Nährquelle der Neottia der Boden sein, es muss die Pflanze die Fähigkeit besitzen, aus den zerstörten organisirten Substanzen anderer Pflanzen — aus Humus — Stärke rückzubilden.

Wenn Neottia ihre Hauptnahrung aus dem Boden beziehen soll, so könnte dagegen der Zweifel erhoben werden, ob wohl in der Holzerde ein genügendes Quantum von organischen Substanzen enthalten sei, um ihr stets die nöthige Nahrung zu gewähren. Dies ist nun zwar wegen der Fülle von modernden Substanzen sehr wahrscheinlich, doch machte ich eine sehr einfache Probe, welche das Factum durch Zahlen constatirt.

Ein kleines Quantum Holzerde, aus der Nähe von Neottiapflanzen und aus der Tiefe, in welcher sich das Wurzelnest derselben zu befinden pflegt, wurde sorgfältig von allen Würzelchen und dergl. befreit und mehrere Tage an der Luft getrocknet.

Darnach wog es	6,366 Gr.
Es wurde dann im Tiegel längere Zeit bis auf 100° erhitzt; die ausgetrocknete Erde wog nun . . .	4,177 Gr.
Dann endlich wurde die Erde im Tiegel stark ausgeglüht; sie wog nun	3,271 Gr.
Sie hatte also enthalten: an physisch gebundenem und theilweise auch an Hydratwasser 2,189 Gr.; an organischen Substanzen	0,906 Gr.

Man sieht daraus gleichzeitig das Bindungsvermögen der Holzerde für Feuchtigkeit und ihren Reichthum an organischen Verbindungen; letztere betrugen 21,7 % von der ausgetrockneten Erde.

Das zur Probe benutzte Quantum Erde war so gering, dass es vielleicht kaum den zehnten Theil von der Erdmasse ausmachte, welche das Wurzelnest der Neottia in etwa 2 Mm. dicker Schicht umgiebt; man mag also hiernach annehmen, dass einer Neottia in einer ihre Wurzeln umgebenden Erdschicht von der

bezeichneten Dicke fast 10 Gr. organischer Substanzen zu Gebote stehen, ein jedenfalls sehr grosses Quantum.

Es lässt sich aber auch annehmen, dass Neottia sehr viel organische Substanzen verbraucht, und dass sie namentlich zur Zeit ihrer Blüthe zu Grunde gehen muss, wenn nicht aus den benachbarten Bodenschichten stets neue Massen organischer Substanzen in die durch das rasche Emporschiessen der Pflanze entkräftete Wurzelumgebung nachfliessen.

Dies zeigt sehr schön das einfachste Experiment, welches überhaupt gemacht werden konnte. Drei starke Exemplare von Neottia wurden mit ihrem Erdballen aus dem Boden genommen und in Töpfe verpflanzt, welche ausser der am Wurzelneste haftenden Holzerde ziemlich magere Erde enthielten. Die drei Pflanzen, welche die untersten Blüthen schon zur Entwicklung gebracht hatten, wurden an einem hellen Nordfenster aufgestellt; directes Sonnenlicht traf sie nie; Wasser hatten sie stets in genügender Menge. Sie gediehen eine Woche lang recht gut; die Blüthenknospen öffneten sich; in der zweiten Woche bemerkte man an ihnen keine Fortentwicklung, in der dritten Woche erhielten sie ein welkes Aussehen und in der vierten starben sie alle ab.

Die vorgenommene Untersuchung der abgestorbenen Pflanzen zeigte folgendes: In der ganzen Pflanze war die Stärke geschwunden, sogar in den jüngsten Wurzeln, welche stets die grösste Menge davon enthalten. Die Axillarknospen hatten sich bei keiner Pflanze entwickelt. Dagegen war das Pilzmycelium in den bestimmten Zellschichten der Wurzeln und des Rhizomes bei allen noch erhalten; dies spricht am deutlichsten gegen die Ansicht von Prillieux, welcher glaubte, die braune Farbe dieser Zellen rühre von einem die Neottia und das Mycelium gleichmässig ernährenden Stoffe her; denn da die Pflanzen entnährt waren und sie sogar ihre ganzen Reservestoffe verzehrt hatten, so ist es unmöglich, dass ein zur Nahrung dienender Stoff allein hätte übrig bleiben können.

Hier scheint es angebracht, den mit Mycelium erfüllten Zellreihen nochmals einige Aufmerksamkeit zu schenken, jetzt, wo bewiesen werden soll, dass Neottia von den organischen Substan-

zen des Bodens sich ernährt. Reinke*) hat bei einer Untersuchung von Corallorrhiza in den dort ganz ähnlich auftretenden Zellschichten concentrirten Gummischleim gefunden, und diesen Zellen selbst eine sehr grosse Anziehungskraft für Feuchtigkeit zugeschrieben. In Neottia erwies die Prüfung von Wurzelschnitten mit alkalischer Kupfersulfatlösung das Vorhandensein von Arabin in den mit Mycelium erfüllten Zellreihen; bei Neottia scheint, wie schon gesagt, der Inhalt derselben überhaupt eine vollständige Lösung zu sein, da ich feste Substanzen darin nur finden konnte, soweit das Mycelium reichte; chemisch sind sie gewiss scharf charakterisirt und von den Nachbarzellen unterschieden, wie es sich ja überhaupt durch Anwendung mikrochemischer Reagentien so allgemein gezeigt hat, dass oft lange Zellzüge ihrem Inhalte und ihrer physiologischen Function nach wesentlich von gleichgestalteten Nachbarzellen abweichen.

Das Pilzmycelium deutet nun vielleicht darauf hin, dass hier die stärkste Circulation der organischen Bodensubstanzen stattfindet; denn da viele Pilze gleich der Neottia saprophytisch sind. so werden sie an Stellen, wo, wie in der Neottiawurzel, ein so starker Zufluss ihres Nährmittels stattfinden muss, sehr gut gedeihen können, und es wird ihr Mycelium beim Fortwachsen der Wurzelspitze sich in all den Zellen verbreiten,, welchen die Function des Anziehens und Verarbeitens des Bodensaftes am stärksten zufällt. Die drei äusseren Epidermisschichten scheinen demnach nur mehr zum Schutze der Wurzel zu dienen, während den schon am Scheitel erkennbaren ersten Zellreihen des grossmaschigen Rindenparenchyms die grösste chemische Thätigkeit zukommt.

Nochmals zurückgreifend auf die Resultate der Culturversuche können wir nun auch die Ausnahmen in der vegetativen Reproduction der Neottia verstehen. Ebenso nämlich, wie die Cultur eine Entnährung der Pflanzen herbeiführte, können auch Umstände in der Natur eintreten, welche dasselbe, wenn auch in schwächerem Maasse, bewirken. Nicht immer wird der Neottia-

---

*) Berichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde in Bonn. Sitzung der physikalischen Section 13. Febr. 1873. Ferner derselbe in einer erst später erschienenen Schrift: „Zur Kenntniss des Rhizoms von Corallorrhiza und Epipogon“.

samen an einer Stelle keimen, welche der herangewachsenen Pflanze stets erneutes Material zu liefern vermag, durch mannigfache Verhältnisse kann ein einst kräftiger Boden entkräftet werden. So sehen wir an manchen Stellen schwächliche Exemplare, und wenn wir deren Rhizome am Ende der oberirdischen Vegetationsperiode untersuchen, so finden wir bei diesen keine Axillarknospen entwickelt. Solche Pflanzen sterben also wirklich in dem Jahre ab. Aber wir finden auch das Gegentheil. Wo die Grösse des blüthentragenden Stengels eine reichliche Ernährung zeigt, da finden wir zwei Axillarknospen zu jungen Sprossen entwickelt. Ja, in einem Falle fand ich sogar am Rhizom einer ausserordentlich starken Neottia vier junge Rhizome, alle mit jungen Blüthenknospen im Terminaltriebe und alle kräftig ausgebildet; diese Pflanze hatte aber auch einen selten günstigen Platz, da sie in einer gänzlich vermoderten Baumstuke wuchs.

Alle diese Erscheinungen lassen sich nur erklären, wenn man zur Annahme der Ernährung aus dem Boden greift; dem unterirdischen Theile der Pflanze ist die Hauptleistung der Arbeit zuzuschreiben; er muss die organischen Substanzen chemisch umbilden, wie es das Clorophyll im Licht an der Kohlensäure bewirkt.

Alles das, was beobachtet ist, reicht hin, um eine Theorie des Lebenslaufes unserer Pflanze aufzustellen.

Betrachten wir die aufgeschossene Neottia. Aus den massig aufgehäuften Reservestoffen ist sie emporgegangen; ihr Zweck ist, die Art durch den Samen zu regeneriren. Darum eilt sie mit aller Kraft an diese Leistung. Sie braucht keine Blätter zu entfalten, die ihr die Mittel zur Fruchtbildung geben sollen, die Reservestoffe sind noch lange nicht erschöpft und die jüngsten Wurzeln schaffen unaufhörlich neue. Eine grosse Flächenausbreitung würde der Pflanze nur schaden; sie würde mehr Kohlensäure aushauchen als assimiliren können. Aber da ihre Oberfläche, wenn auch compendiös gestaltet, trotzdem während einer Vegetationsdauer von drei Monaten viel organische Substanz expiriren muss, so ist sie mit einem Mittel versehen, um diesen Ausfall zu decken; ihr Chlorophyll wirkt, wenn auch wenig, so doch mit zur Ernährung. Ist die Samenbildung im Entstehen und ist die Pflanze dabei nicht erschöpft, hat sie noch Nahrung genug, so kann sie sich auch vegetativ reproduciren; es bilden sich junge Rhizome mit eigenen Seitenwurzeln. Um diese Zeit

hat die Mutterpflanze nicht mehr viel Reservestoffe; sie ist ja auch zum Tode bestimmt; ihre ältesten Wurzeln sind schon abgestorben, nur die jüngeren noch frisch und voll Nahrung; die grösste Nahrungsmasse aber ist in dem jungen Sprosse aufgehäuft, dessen Farbe weiss ist von durchschimmernder Stärke. Zur Ausbildung gelangen nur die Axillarknospen, welche Blüthenknospen enthalten; was würde auch ein nur Blätter tragender Spross für die Erhaltung der Art für einen Nutzen haben? Um ihn zum Aufschiessen zu bringen, müsste ein grosses Quantum organischer Kraft verwendet werden, und der Blätter tragende Spross würde sich nicht, wie es bei anderen Pflanzen der Fall ist, allein ernähren und Reservestoffe im Rhizom ablagern können. Nach der Samenreife erlischt nun auch der Zusammenhang zwischen der Mutterpflanze und dem jungen Spross, der im nächsten Jahre blühen soll; letzterer wächst mit eigenen Mitteln weiter. Die Mutterpflanze stirbt ab; aber noch im Winter zeugen die Wurzeln von der Art ihrer Ernährung. Wenn schon das Rhizom verfault ist, trifft man in der Erde noch einige der jüngsten Wurzeln, die an ihrer Basis auch schon verfault, an der Spitze dagegen noch lebend sind. Es ist dies das Beispiel eines Pflanzentheils, der sich zwar ernähren, aber nicht weiter entwickeln kann, wie es in vielen Fällen ein grünes, am Stiel zum Wurzeltreiben veranlasstes Blatt ohne Axillarknospe gleichfalls zeigt. — Aber allmählig verfaulen auch sie. Wenn dann die wiederkehrende Wärme dem schlafenden Triebe Erwachen gestattet, dann schiesst er hervor, und der Cyclus der Entwicklungserscheinungen beginnt von Neuem.

7. Vergleichende Hinzuziehung anderer Orchideen.

In derselben Weise, wie in der natürlichen Systematik die Erklärung einer Blüthe oftmals erst begründet werden kann durch Vergleichung mit verwandten Pflanzen; wie die Morphologie erst hierdurch eine Vertrauen erweckende Sicherheit gewinnt, so kann auch hier nur eine Vergleichung der physiologischen Verhältnisse anderer Orchideen die Zweifel lösen, welche sich noch gegen die Ernährung einer hochorganisirten Pflanze fast allein aus dem Boden erheben könnten.

Und in der That, es könnten noch Zweifel existiren; da Neottia Chlorophyll besitzt, so könnten auf Grund dieses Factums noch immer Einwände erhoben werden; ferner zeigt ja keine Erscheinung deutlich, dass ihre Wurzeln wirklich organische Substanzen aufsaugen müssen und nicht nur mineralische. Man könnte vielleicht irgendwie annehmen, dass die Neottia, welche eine jährliche oberirdische Vegetationsperiode von etwa drei Monaten besitzt, sich während dieser Zeit auch oberirdisch ernährte.

Diese Einwände werden alle entkräftet, sobald es gelingt, Orchideen aufzufinden, welche sich nur unterirdisch ernähren können, welche kein Chlorophyll besitzen, an denen man den Saprophytismus klarer bemerken kann, und welche trotzdem in der Summe der Lebenserscheinungen unserer Neottia gleichkommen.

Die Methode, die jetzt angewendet werden soll, ist die: Wir nehmen nach dem Vorhergehenden den Saprophytismus der Neottia für höchst wahrscheinlich an, stellen dann Forderungen, welche saprophytische Pflanzen allein erfüllen können, und suchen, ob wir nicht in der Natur wirklich Pflanzen finden, welche den gemachten Anforderungen entsprechen, ohne dabei wesentliche Verschiedenheiten von Neottia zu zeigen; auf diese Weise können wir zu einer präcisen Antwort gelangen und den wahrscheinlichen Saprophytismus der Neottia als sicher hinstellen.

Die erste zu stellende Forderung ist die: Analog der Erscheinung, dass chlorophyllreiche Stauden im ersten Jahre nach der Keimung der Regel nach nur einen sterilen Stengel treiben, dessen Blätter Reservestoffe schaffen und aufspeichern, mit deren Hülfe die junge Pflanze im nächsten Jahre einen kräftigeren Stengel treibt, bis sie endlich Kraft genug besitzt, um Blüthen und Samen zu produciren, analog dieser Erscheinung muss es auch saprophytische Stauden geben können, welche, da bei ihnen die oberirdischen Organe nur zur Samenproduction geschaffen sind, nur unterirdisch lebend so lange Kräfte sammeln, bis sie im Stande sind, aus den aufgespeicherten Nährstoffen einen Blüthenstengel hervorzubringen.

Um solche Pflanzen zu finden, bedarf es der Mühe mehrerer Jahre, die mir nicht zu Gebote standen.

Aber Irmisch erwähnt in seiner Arbeit*) eine bemerkenswerthe Erscheinung von Epipactis microphylla Sw., welche dieselbe von den nahe verwandten Arten unterscheidet. Während nämlich letztere häufig sterile Stengel treiben, ist dies bei der Epipactis microphylla nie der Fall, sondern dieselben blühen entweder im ersten Jahre sogleich oder aber, wie ihre Absätze am Rhizom zeigen, erst später, ohne aber je einen anderen Stengel als einen blüthentragenden hervorgebracht zu haben.

Ich selbst konnte Epipactis microphylla nur äusserlich mit Neottia vergleichen. Beide besitzen gleiche Standorte und eine ähnliche Farbe an den Vegetationsorganen. Chlorophyll besitzt aber auch hier der blüthentragende Stengel, sowohl an den Blüthen selbst als an den Blättern, welche auch schon ohne Alkohol grünlich aussehen. Die Stärkemehlmasse ist auch hier bedeutend. Der Respirationsversuch, den ich mit der Pflanze anstellte, ergab ein für die Lufternährung sehr ungünstiges Resultat.

Während 4 Stunden in kohlensäurereicher Luft diffusem, starken Lichte exponirt, ergab die Kaliabsorption am Abend, dass die Epipactis 0,28 Cubikcentimeter Kohlensäure absorbirt hatte; ich liess sie nun 9 Stunden in der Dunkelheit der Nacht stehen, und es zeigte sich am anderen Morgen, dass sie während der Zeit 1,16 Cbcm. Kohlensäure an die Atmosphäre abgegeben hatte. Will man diese Verhältnisse als normal betrachten, so zeigt sich hier, dass sich die Inspiration am Tage und die Exspiration zur Nachtzeit etwa das Gleichgewicht halten. Ein Nahrungsüberschuss ist aber nicht vorhanden; dieser muss dem Boden entstammen.

Aber auch hier war wie bei der Neottia noch von Chlorophyll und von Kohlensäureassimilirung die Rede; an eine durchaus saprophytische Pflanze müssen wir die Forderung stellen, dass ihr die vom Humus gebotenen Nährstoffe genügen, dass sie kein Chlorophyll besitzt, womit dann der Assimilationsprocess von selbst fortfällt.

Eine solche Pflanze ist Epipogium Gmelini Rich.

Dank den Untersuchungen von Schacht**) und Irmisch***)

*) Biologie der Orchideen, pag. 29.

**) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse, pag. 123.

***) l. c., pag. 43—55.

ist das seltsame Leben dieser Pflanze, namentlich das Rhizom mit seinen Ausläufern, so klar gestellt, dass ich mich mit diesen Gegenständen nicht zu befassen brauche.

Der Blüthenstengel sammt den Blüthen in Alkohol extrahirt giebt eine gelbe Flüssigkeit, welche im Spectrallicht betrachtet nur die Bänder des Xanthophylls zeigt, ohne eine Spur des Kyanophylls.

Zwischen Neottia und Epipogium liegen die grössten Unterschiede in der Länge der Vegetationsperiode, welche bei letzterm höchstens 14 Tage dauert. Diesem Umstande entspricht es, dass der Stengel von Epipogium des festen Baues entbehrt, den Neottia besitzt, auch er ist der kurzen Vegetationsdauer angemessen. Seine Fibrovasalstränge sind nicht von verholztem Prosenchym umgeben, das Xylem derselben ist äusserst schwach ausgebildet und besteht meist nur aus wenigen (2—4) Ringgefässen, die eine Lücke einschliessen. Das Phloëm ist verhältnissmässig sehr viel bedeutender entwickelt.

Bei Epipogium sind nun auch die Blätter, welche bei Neottia noch eine beträchtliche Ausdehnung besitzen, kaum als Rudimente zu erkennen; die Pflanze ist endlich, wie die citirten Autoren bekräftigen und wovon ich mich selbst ganz genau überzeugt habe, nicht parasitisch, und so haben wir in ihr das Beispiel einer Pflanze, die als einzige Nährquelle den Humus besitzt.

Hier mag es erlaubt sein, nochmals die Beobachtung eines Anderen einzuschalten, da sie auf einem Wege zu demselben Resultate führt, den ich leider nicht habe einschlagen können. Während nämlich meine Aussaaten von Neottiasamen misglückten, hat Reinke*) junge Keimpflänzchen von Corallorrhiza innata beobachtet. Während die Blüthenstände der Pflanze nicht unbeträchtliche Mengen Chlorophyll zeigen, besitzen die Keimpflänzchen solches nicht, sondern unter der Laubdecke sich entwickelnd häufen sie grosse Mengen von Stärkemehl an; aus diesen Reservestoffen erzeugen sie den ersten Blüthenschaft. Das Chlorophyll erscheint daher auch hier nur als eine Aushülfe für den blühenden Stengel.

---

*) Siehe das Citat auf Seite 27.

Können nun hiernach auch kaum noch Zweifel an dem Saprophytismus übrig bleiben, so verlangt doch eine wissenschaftliche Forschung darnach, der Beweise möglichst viele aufzufinden, ganz verschiedene Thatsachen zu entdecken, die harmonisch auf ein und dasselbe Ziel hinauslaufen. Und so müssen wir denn auch im Gebiet der uns nun mehrfach als Saprophyten bekannten Orchideen suchen, ob wir dort nicht Erscheinungen finden können, welche den Saprophytismus directer zeigen. Eine solche Orchidee ist Goodyera repens R. Br.; eine Pflanze, bei welcher man des niemals fehlenden Chlorophylls wegen auf den ersten Augenschein nur an Lufternährung denken sollte.

Die allgemeineren, organographischen Merkmale dieser Pflanze sind von Schacht*) hinreichend beschrieben und dargestellt. Da ich aber die anatomischen Verhältnisse bei den anderen Orchideen beschrieben habe, so scheint es nicht unangemessen, im Vergleich mit diesen die sehr interessanten Erscheinungen bei Goodyera gleichfalls nicht zu übergehen; sie sind durch die Figuren 8—10 dargestellt.

Was zunächst den Stengel anbetrifft, dessen Querschnitt die Figur 8 erläutert, so hat derselbe wie Neottia den festen Ring von verholztem Prosenchym, der die ganze Mitte einnimmt. In diesem liegen aber nicht wie bei der Neottia die Fibrovasalstränge, sondern diese sind dem höchst zarten Markparenchym eingelagert, so zwar, dass die meisten Stränge sich an den Prosenchymring anlagern. Das Rindenparenchym ist unregelmässig, grossmaschig, lückenhaft; die Epidermis ist fest und regelmässig, mit Haaren versehen und nebst der auf sie folgenden Zellschicht chlorophyllführend. — Das sehr schlanke Rhizom besitzt eine enorm entwickelte Rindenschicht; der Ring von verholztem Prosenchym fehlt; die Fibrovasalstränge (Figur 10) sind auf die Mitte zusammengedrängt, nicht zahlreich, aber durch deutliche Parenchymstrahlen, welche auch zu einem engen Marke zusammenlaufen, von einander geschieden; die Epidermis des Rhizoms ist fast ganz haarlos. Dagegen besitzen die Adventivwurzeln eine

*) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse, pag. 117; dazu Taf. VII, Fig. 3—6.

äusserst haarreiche Epidermis, wodurch sie sich sofort von dem sonst ähnlichen Rhizome unterscheiden.

Das für uns Wichtigste ist nun folgendes: Das Rhizom mit seinen Wurzeln erreicht, wenigstens bei den von mir untersuchten Exemplaren, gar nicht den festen Boden des Waldes; es kriecht vielmehr zwischen Moos und faulenden Fichtennadeln umher, und während es allein sich darin kaum würde festhalten können, so klammern sich die Wurzeln mittelst der zahlreichen Haare so fest an verwesende vegetabilische Substanzen, namentlich an Fichtennadeln, dass man beide nicht von einander trennen kann, ohne die Wurzelhaare zu zerreissen. Das Anklammern geschieht durch oberflächliches Ansaugen der Haare, aber auch durch Hineinwachsen in die morschen Nadeln. Dies stellt die Figur 9 dar.

Man sieht hier also den Saprophytismus vor Augen; denn was die Pflanze an Feuchtigkeit und Bodensubstanz aufnimmt, Alles entstammt den modernden Substanzen, denen die Wurzelhaare angeheftet sind. Da aber von einer Auswahl der Nahrung nicht die Rede sein kann, so müssen die Haare sehr viel von den verflüssigten modernden organischen Substanzen aufsaugen; dass sie diese in reichlicher Menge enthalten, scheint auch hier das sogar in den Haaren vegetirende Mycelium anzuzeigen.

Mit dem Saprophytismus der Goodyera stimmen die Verhältnisse ihres Standortes überein; nicht allein wächst sie in schattigen Wäldern, sondern es sind auch noch häufig ihre Blätter im Moose verborgen, so dass die Intensität des zu ihnen dringenden Lichtes nicht allzugross sein mag; doch besitzen sie eine mit zahlreichen Spaltöffnungen versehene untere Epidermis. Es wäre interessant, Respirationsversuche mit dieser Pflanze und ähnlich organisirten an Ort und Stelle auszuführen; ich selbst war dazu leider bisher nicht im Stande.

Noch will ich bemerken, dass die alkoholischen Auszüge der Goodyera nicht rein chlorophyllgrün sind, sondern die grünbraune Farbe einer Flüssigkeit zeigen, die man durch Mischen des Extractes von Neottia mit der Chlorophylllösung einer normal sich ernährenden Pflanze erhält. Die Spectralanalyse ergiebt auch beim Goodyera-Farbstoff ausser den normalen Chlorophylllinien eine Verdunkelung im Grün, und relativ betrachtet ein bei weitem stärkeres Hervortreten des Xanthophylls, als des Kyanophylls.

Goodyera hat ferner offenbar einen mächtigen Turgescenz-

Apparat nöthig, um den die Feuchtigkeit so schwer abgebenden Modersubstanzen Säfte zu entziehen; daher sehen wir in ihrer Wurzel eine sehr grosse Menge umfangreicher Zellen mit Gummischleim erfüllt, um welchen herum sich die Myceliumfäden winden. Der Zellinhalt zeigt daher einen grossen dunkelbraunen Kern (Gummischleim), von einem heller gefärbten, faserigen Ringe umgeben (Mycelium). Dies sucht die Figur 9 anschaulich zu machen; die bewussten Zellen nehmen die Hälfte des ganzen Querschnittes ein.

Die Anatomie, namentlich die des Rhizomes, entspricht auch hier der Lebensweise; um die weiten Bogengänge im unregelmässig gemischten Humus zu vollführen bedarf dasselbe hier einer Biegsamkeit, welche der in fester Erde sich regenerirenden Neottia schädlich sein würde; daher hat diese auch im Rhizom einen starken Mantel von verholzten Zellen; Goodyera dagegen hat diesen nicht, und es sind sogar die Fibrovasalstränge auf die Axe zusammengedrängt.

8. Résumé.

Wenn sich nun auch nicht daran zweifeln lässt, dass sich noch manche schöne Beweise für den Saprophytismus anderer Orchideen und auch der von mir untersuchten werden finden lassen, so scheint es doch auch zweifellos, dass die hier angeführten Gründe genügen, um den Saprophytismus mancher Orchideen, speciell der Neottia, als erwiesen zu betrachten. Denn alle verschiedenen Erscheinungen, die hier besprochen wurden, lassen sich nur erklären, wenn man die Bodenernährung als möglich annimmt; bei dieser Annahme aber stimmen auch alle Beobachtungen in ausnahmsloser Harmonie.

Eine andere Frage freilich ist die, wie die Bodenernährung vor sich gehe, welcher Stoff der lebenden Pflanze unterirdisch die Leistung übernehmen könne, welche oberirdisch das Chlorophyll vollzieht, mit einem Worte, wie Saprophytismus chemisch zu definiren sei. Diese Frage harrt noch ihrer Lösung. Aber es ist jetzt überhaupt erst möglich, eine begründete Frage nach dem Wie aufzustellen, da jetzt erst die Bodenernährung, schon lange

theoretisch vermuthet und doch noch so vielfach angezweifelt, für gewisse Pflanzen, wie ich hoffe, zweifellos gemacht ist.

II. Monotropa Hypopitys L.

1. Zusammenstellung der Literatur.

Schon früh tritt in den Lehrbüchern der Hang auf, die Monotropa als eine Humuspflanze darzustellen; denn während z. B. Koch Neottia Nidus avis für einen Parasiten hält, so fügt er bei Monotropa hinzu: „In sylvis umbrosis, intra folia semiputrida et humum laxum radices agens." Diese Meinung hegten allerdings auch viele Botaniker nicht, doch vermochte Niemand sie durch eine directe Beobachtung zu widerlegen; zwar hat Chatin *) eine parasitische Keimpflanze der Monotropa abgebildet, aber, wie wir nachher sehen werden, ist diese Abbildung als falsch zurückzuweisen. Diejenigen, welche eingehendere Studien über Monotropa machten, erklärten die Pflanze für nicht parasitisch. Ohne dass ich etwa den älteren Arbeiten von Brandt**), namentlich aber der von Duchartre***), und den kürzeren Bemerkungen Anderer (Unger) ihren grossen Werth absprechen wollte, werde ich doch ihren Inhalt hier nicht citiren, da in der jüngsten Specialarbeit über Monotropa dasselbe, nur bedeutend vermehrt und erweitert, zu finden ist; Schacht †) nämlich hat diese Pflanze wie so viele andere gründlich untersucht; der Inhalt seiner Abhandlung ist in der Kürze folgender: Die jungen Sprosse der Monotropa entspringen als Adventivknospen am Verdickungsringe der Wurzel; letztere ist perennirend, der Blüthenschaft dagegen stirbt jährlich nach der Samenreife ab.

---

*) Anatomie comp. des végétaux. Liv. 8, pag. 244 etc.

**) Linnaea, Bd. 22 (1849).

***) Sur l'Hypopitys multiflora. Annales des sciences naturelles. Sér. III. tome 6. pag. 29—42.

†) Beiträge zur Anatomie und Physiologie d. Gewächse; pag. 54—63 mit Tafel V.

Verfasser hat ungeachtet der Untersuchung vieler Exemplare keinen organischen Zusammenhang ihrer Wurzeln mit denen anderer Pflanzen finden können; dass dagegen die Monotropa sich von den aus Baumwurzeln durchschwitzenden Säften ernähren könne, verwirft Schacht mit Recht.

Es muss daher Monotropa wohl eine saprophytische Lebensweise besitzen. —

Die Stengelschuppen zeigen sich schon an der noch im Wurzelgewebe eingeschlossenen Stammspitze. Der Stengel besitzt alle Arten von Gefässen, dagegen keine Bast- und Holzzellen.

Das Parenchym besitzt keine körnigen Stoffe, ist dagegen reich an stickstoffhaltigen Verbindungen und an Gerbsäure.

Die Spitze jedes Stengels wird zur Blüthenähre, die Blüthen besitzen 5 viergliedrige, die Terminalblüthe aber meist 5 fünfgliedrige Blattkreise. Wandständige Samenträger stehen an dem Zusammenfluss je zweier Carpellblätter: von dem Grunde der Blüthe erhebt sich ein kurzes Mittelsäulchen, welches mit den Placenten vereinigt erscheint. Es folgt dann die Beschreibung der Antheren, des Pollen und der Eichen. Der Samen reift im Spätsommer, sein Keimen ist unbekannt.

Nach dieser Abhandlung ist dann noch einmal in der Arbeit Laubachs*) über die Entwicklung der parasitischen Phanerogamen Monotropa deshalb erwähnt, weil sie von so vielen Forschern, wenn auch aus unzureichenden Gründen, für parasitisch gehalten sei, und es wird ihre Anatomie nochmals in Kürze beschrieben.

Damit hat die specielle Literatur dieser interessanten Pflanze ihr Ende erreicht und ich kann mich nun zu meinen eigenen Untersuchungen wenden.

2. Organographie und Anatomie des oberirdischen Theiles.

Frühestens im Juni, meist aber im Juli kommt der oberirdische Theil unserer Pflanze hervor. Er hat eine Reihe von

---

*) Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Band VI Heft 4, pag. 519—520.

augenfälligen Eigenthümlichkeiten mit Neottia gemeinsam; seine Farbe ist zuerst gelb (später wird sie braunschwarz), seine Blätter sind abortiv, die Stengel sind mit der Vorderspitze lange zu Boden gekrümmt, und endlich finden sich auch hier niemals sterile Pflanzen, sondern jeder Stengel endigt sich in eine mehr oder weniger reichblüthige Traube.

Eine Eigenthümlichkeit der Monotropa ist aber, dass die blüthentragenden Stengel nicht immer zu gleicher Zeit aus der Erde hervorkommen, sondern häufig sogar dann noch, wenn schon die ältesten Exemplare reifen Samen tragen (August); diese jungen Exemplare bleiben dann bis September lebenskräftig; von da an aber findet man nur noch abgestorbene Stengel, da dieselben niemals perenniren. Nach Duchartre vollendet ein einzelner blühender Stengel seine Function in 14 Tagen; ich halte seine Vegetationsdauer für doppelt so lang.

Nicht ohne Bedeutung ist es, dass die Blüthenstengel jährlich ein wenig ihre Stelle im Boden ändern. Während zweier Jahre machte ich diese Beobachtungen in mehreren Fichtenwäldern, wo die Monotropa eine ausserordentlich üppige Existenz hatte. Da die abgeblühten schwarzen Blüthenstengel aus dem vorhergegangenen Jahre noch sehr zahlreich zwischen den neu hervorspriessenden Pflanzen stehen, so kann man leicht sehen, dass die Monotropa wandert. Wo in einem Jahre ein dichter Haufen von Stengeln auf dem Raume weniger Quadratcentimeter beisammen stand, da ist im Jahre darauf vielleicht kein einziger Stengel hervorgekommen, dagegen sind an verschiedenen Stellen in der Nähe neue Blüthen erschienen. Andere Haufen scheinen sammt ihrem Wurzelstocke ausgestorben; doch beweist ein Nachgraben, dass sie noch leben und nur keine Blüthen getrieben haben; andererseits sieht man auf grösseren Strecken viele junge Pflanzen, während von alten keine Spur zu finden ist. Doch stehen auch häufig junge Pflanzen in unmittelbarer Nachbarschaft mit alten.

Die Anatomie des Stengels ist bei Vergleichung mit der Stammanatomie anderer dikotyler Pflanzen nicht uninteressant:

Man erhält dieselbe im Ueberblick bei Betrachtung der Figur 11, welche einen Theil des Stengelquerschnittes darstellt.

Auf die spaltöffnungslose Epidermis folgt ein stark entwickeltes Rindenparenchym, dessen peripherische Lagen ein weit klei-

neres Lumen besitzen als die der Stengelaxe zugewandten. Der dann folgende Ring der Fibrovasalstränge wird stellenweise von Mark und Rinde verbindenden Parenchymzügen durchsetzt; das Markparenchym erhält sich das ganze Leben hindurch, und es ist nicht wie z. B. bei Neottia und Epipogium hinfällig.

Einen Theil des in Figur 11 mit f bezeichneten Fibrovasalringes stellt Figur 12 bei stärkerer Vergrösserung dar. Die einzelnen Stränge erscheinen — bei der zum Beobachtungsobject benutzten ausgewachsenen Pflanze — geschlossen. Der Xylemtheil liegt normal der Axe zugewendet; er besteht nur aus Gefässen, ist aber weit weniger ausgebildet als das Phloëm, welches nicht selten das Xylem auch noch auf der axilen Seite einschliesst. Das Cambium fehlt. Die Festigkeit des Stengels wird vorzugsweise durch den starken Ring von Holzprosenchym bewirkt, welches die Stränge allseitig, namentlich aber auf der peripherischen Seite, umgiebt. Wir sehen hierin wiederum ein Analogon zu den eben betrachteten Orchideen.

Um die Bildung der Stränge aus dem Procambium zu verfolgen, ging ich auf die jüngsten Verhältnisse zurück. Die Stränge bilden sich schon sehr nahe der Spitze. In einer Höhe von 2 Mm. unter dem Vegetationskegel sind vom Xylem schon viele Zellen (Gefässe) fertig gebildet, andere sind in der Bildung begriffen und besitzen noch einen Zellkern. Das Phloëm ist gleichfalls noch nicht fertig gebildet, sondern zeigt durch häufige Zelltheilungen sein Wachsthum an. Die Theilungen geschehen aber unregelmässig durch den ganzen Strang zerstreut, setzen sich nicht selten durch das zwischenliegende Parenchym hindurch fort und bilden so eine innige Verbindung zwischen den Einzelsträngen.

Durch Zuhilfenahme noch jüngerer Zustände, wo die Stränge sämmtlich noch isolirt waren, bin ich zu der Ansicht gelangt, dass das Cambium der Monotropa nach wenigen Zelltheilungen seine Thätigkeit einstellt und sich in Dauerzellen gänzlich umwandelt; diese Umwandlung findet unregelmässig statt (nicht streng centrifugal resp. centripetal). Erst nach der fertigen Ausbildung der Stränge beginnt die Verholzung der dieselben umgebenden Zellen, so dass das Holzprosenchym als ein secundäres Product der Stränge erscheint.

Die Bildung der ersten Gefässe geschieht etwa $^3/_4$ Mm. unter

der Stammspitze. Die Verdickungsleisten stellen eng gewundene Spiralbänder dar.

Von den Blättern ist wenig zu sagen; die Hauptsache ist, dass sie spaltöffnungslos sind. Ihre Zahl ist keine geringe, auch sind sie nicht so abortiv gebildet, dass man ihnen keine Leistung zuschreiben könnte, wenn sie die zur Ernährung nöthigen Stoffe besitzen. Sie gehen nach oben allmählig in die Bracteen über. Ihre Epidermis ist wie fast an der ganzen Pflanze oberflächlich mit zarten, erhabenen Leisten besetzt, welche ihr unter dem Mikroskop betrachtet ein zierliches Ansehen verleihen. Schon Schacht machte darauf aufmerksam und bemerkte zugleich, dass diese Leisten durch Kochen mit Kali entfernt werden können. Sehr schön zeigt sie die Epidermis des Ovariums.

Die Blüthen fehlen, wie schon gesagt, einem Stengel von Monotropa niemals; man kann sie schon in den jüngsten Sprossen eingeschlossen finden und andere Stengel als blüthentragende sind nicht einmal der Anlage nach vorhanden.

Die Knospen bilden sich, wie man an noch unterirdischen Sprossen (im Winter) leicht constatiren kann, in racemöser Inflorescenz; doch erblüht die Terminalblüthe, ausgezeichnet durch Vermehrung des Blüthennumerus um I, stets zuerst, und es folgen dann die übrigen Blüthen gleichfalls in centrifugaler Entwicklung.

Ueber die Blüthenbildung der Monotropa hat, abgesehen von den genaueren systematischen Werken, namentlich Schacht geschrieben, weshalb ich auf die betreffenden Stellen verweise.*)

Die zahlreichen Samenknospen bleiben auf niederer Entwicklungsstufe stehen, die Samen enthalten einen Embryo indivisus, dessen Entstehung Hofmeister**) nachgewiesen hat.

Auf Grund der Lebenserscheinungen hat man früher Monotropa von den Ericeen getrennt und eine eigene Familie daraus gemacht, dieselbe später auch auf morphologische Gründe gestützt beibehalten.

Auf physiologische Unterschiede allein eine Familie zu basiren, scheint höchst bedenklich, nachdem eben an den Orchideen

---

*) l. c. pag. 59—61.

**) Hofmeister, Entstehung des Embyo der Phanerogamen; pag. 34 bis 37.

gezeigt wurde, dass in einer scharf begrenzten Familie chlorophylllose und chlorophyllgrüne Pflanzen vorkommen. Immer wieder wird die Systematik auf die Morphologie zurückgewiesen. Aber eben dasselbe findet sich bei Pyrola. Der wichtigste Unterschied zwischen dieser Pflanze und Monotropa liegt in der Bildung der Antheren, welche bei Monotropa einfächerig sind und mit einer Ritze aufspringen, während Pyrola zwei Hauptfächer in den Antheren besitzt, deren jedes sich auf dem Gipfel mit einem Porus öffnet. Der Fruchtknotenbau stimmt wesentlich bei beiden überein; auch besitzen beide einen kleinen Discus. Es scheint daher am besten, die Gattungen Pyrola und Monotropa zu einer Familie zu vereinigen.

Für die nachfolgenden Betrachtungen ist die Frage wichtig, ob die verschiedenen Formen unserer Monotropa Hypopitys zu einer oder zu mehreren Species zu zählen seien. Die Autoren sind darüber in Streit; mir selbst scheint es durchaus begründet, zwei Species zu unterscheiden. Wenn auch beide zu einander hin variiren, so kann man sie doch stets unterscheiden, und ich gebe hier die Diagnosen auf Grund mehrfacher Blüthenuntersuchungen.

Monotropa glabra Roth. Sepala lanceolata petalis breviter calcaratis lato-lanceolatis dimidio breviora; stamina biserialia aequilonga stigma glabrum attingentia; ovaria subglobosa tumida stylo brevi quadruplo longiora.

Monotropa hirsuta Roth. Sepala lanceolata petalis longius calcaratis spatulatis ba i cuneatis paulo breviora; stamina biserialia, serie inferiore breviore, omnia stylo breviora; ovaria elliptica in stylum duplo fere longiorem attenuata. Perianthium pilosum, stamina pilis patentibus hirta, ovaria cum stylo pilosa, stigmatis margo inferior pilis densis patentibus ciliatus!

Bei Göttingen lebt M. glabra meistens in Fichtenwäldern, M. hirsuta in feuchten sehr humosen Buchenwäldern; wahrscheinlich werden durch Veränderungen des Standortes Varietäten herbeigeführt.

Die Blüthenhaare der M. hi suta sind ausgezeichnet durch cuticulare spiralig angeordnete erhabene Längsleisten, welche sich bei langem Kochen in concentrirter Kalilauge auflösen; in

den Narbenkranzhaaren findet eine lebhafte Molekularbewegung statt.

3. Organographie und Anatomie der Wurzel.

Der Blüthenstengel der Monotropa wird, wenn man ihn in der Erde verfolgt, plötzlich dünner und endigt in einer kurzen, conischen Spitze von 1—2 Mm. im Durchmesser; er sitzt einem neuen Organe auf, dessen Längsaxe senkrecht zu seiner eigenen Wachsthumsrichtung verläuft. Dieses Organ bildet allein den unterirdischen Theil der Pflanze; es ist reichlich verzweigt, aber nicht weit in der Erde verbreitet, sondern massenweise an einem Punkte zusammengeballt. Es entsteht nun die Frage, ob dieses Organ als ein wurzelloses Rhizom anzusehen sei, ähnlich wie bei Epipogium, oder ob die Pflanze kein Rhizom besitze, sondern an dessen Stelle nur reich verzweigte Wurzeln.

Schon die äussere Erscheinung, namentlich der Umstand, dass Niederblätter an dem Organe fehlen, spricht dafür, dass wir es hier mit Wurzeln zu thun haben; genau aber kann diese Frage nur durch die Anatomie entschieden werden. Untersucht man die vermuthlichen Wurzeln auf dem Querschnitte, so findet man in ihnen einen einzigen axilen Fibrovasalstrang, rings umschlossen vom Parenchym, und unsere Vermuthung hat sich also bestätigt.

Den Fibrovasalstrang zeigt Figur 14; er nimmt etwa den dritten Theil des ganzen Querdurchmessers der Wurzel ein. Das Xylem liegt in mehreren Gruppen zerstreut; es besteht wiederum nur aus Gefässen; einzelne derselben finden sich auch isolirt mitten im Phloëm. Der zarteste, saftreichste Theil des Stranges ist in seinem Centrum; die peripherischen Zellen sind dickwandiger und gehen allmählig in das Grundgewebe über, welches eine sehr regelmässige Gefässbündelscheide um den Strang bildet. Prüft man nun eine solche Wurzel auf ihren Vegetationspunkt, welchen Figur 13 darstellt, so bemerkt man auf den ersten Blick die ganz enorm geringe Ausbildung der Wurzelhaube. Hier hat Schacht einen Fehler begangen, indem er die Wurzelhaube als ganz regulär entwickelt darstellt, wenn auch nur in einer sehr schematischen Abbildung. Wie in Figur 8 zu sehen ist, besteht die Wurzelhaube aus einer kleinen Schicht; dieselbe unterschied

sich im Präparat von den übrigen Zellcurven dadurch, dass sie mit Ausnahme der unmittelbar am Scheitel befindlichen Zellen keine Zellkerne besass; die Zellen machten überhaupt einen sehr rudimentären Eindruck.

Aber eine höchst bemerkenswerthe Erscheinung an Monotropa hirsuta Roth ist noch hervorzuheben; der Wurzelstock dieser Art ist viel mehr in der Erde verbreitet, dicker und stärker entwickelt; die Wurzelspitzen besitzen eine Haube, welche aus 2 bis 3 Zellreihen besteht, die zwar schmal sind, aber doch ein festes Gewebe bilden und den Anschein eines wahren Schutzorgans besitzen.

Das Periblem bildet sich am Scheitel aus 3—5 Zellreihen, welche sich alsbald vielfach verzweigen; das Plerom ist der vordersten Spitze der Wurzel ausserordentlich nahe gerückt, was allerdings namentlich durch den Mangel einer ausgebildeten Wurzelhaube bewirkt wird. Wir werden nachher sehen, dass der eigenthümliche Bau der Wurzelspitze in Einklang zu setzen ist mit den biologischen Erscheinungen an unserer Pflanze. Wie schon hervorgehoben, verzweigen sich die Wurzeln sehr reichlich; ich habe kaum andere Pflanzen mit ähnlicher Wurzelverzweigung gesehen, woher es denn auch rührt, dass der ganze Wurzelballen von Monotropa so schwer zu entwirren ist. Die Verzweigung geschieht aber nicht durch Bildung von Nebenästen, sondern durch adventive Seitenwurzeln, welche sich am Fibrovasalstrang der Hauptwurzel bilden, das Grundgewebe durchbrechen und dann aussen frei weiter wachsen, um fast dieselbe Dicke zu erreichen, als die Hauptwurzel; Zaserwurzeln fehlen.

Figur 15 zeigt eine junge Adventivwurzel, welche soeben die Epidermis ihrer Mutterwurzel durchbrochen hat. Von dem Fibrovasalstrange der letzteren sind nur die Gefässe gezeichnet; an diese schliesst sich das Plerom der jungen Wurzel mit 3 schon gebildeten Spiralgefässen an; die Periblemschichten der jüngeren Wurzel stehen mit den innersten Schichten des Parenchyms der Mutterwurzel in inniger Verbindung und krümmen sich zu diesen nach beiden Seiten; die äusseren Schichten der Mutterwurzel sind dagegen ebenso wie die Epidermis durchwachsen, resp. durchbrochen.

Als eine Eigenthümlichkeit des Wurzelepiblems ist noch hervorzuheben, dass dasselbe stets reichlich an der Aussenseite

mit Pilzmycelium verwachsen und durchflochten ist, so dass man die Cuticula gar nicht deutlich erkennen kann. Es sind dies dieselben Fäden, welche in bestimmten inneren Zellschichten der Wurzeln von den untersuchten Orchideen mit der grössten Regelmässigkeit sich finden; hier sind sie nur in und an dem Epiblem zu sehen, sind aber dort ebenso constant als in den Orchideenwurzeln.

4. Die parasitische Wurzelverbindung.

Mit der grössten Sorgfalt musste nun der Wurzelstock untersucht werden, ob die einzelnen Theile desselben nicht vielleicht mit irgend anderen Wurzeln in organischer Verbindung ständen.

Die Untersuchung war hier viel schwieriger als bei Neottia, doch fand ich bald, dass wirklich die stärkeren Wurzeln der Monotropa kurze Adventivwürzelchen aussenden, welche in die dünneren Wurzeln sowohl von Buchen als von Fichten eindringen. Diese Untersuchung wurde an Monotropa glabra R. gemacht. Am leichtesten kann man die Untersuchung an den Monotropastöcken der Fichtenwälder machen, da die Fichtenwurzeln häufig schnurgerade durch die Wurzelballen verlaufen; macht man einen Schnitt durch den Ballen parallel und dicht vorbei an einer solchen durchlaufenden Wurzel, so wird man häufig sehen, wie eine Monotropawurzel ersterer parallel läuft und von Zeit zu Zeit einige ihrer zahlreichen Nebenwurzeln mit ihr in Verbindung gesetzt hat; unter Wasser kann man durch sehr sorgfältige Präparation die Verbindungsstelle heil erhalten; dabei verursachen allerdings die Monotropawurzeln viel Schwierigkeit, da sie ebenso spröde als dünn sind, und da namentlich die Adventivwürzelchen sehr leicht an der Stelle, wo sie aus der Epidermis ihrer Mutterwurzel heraustreten, abbrechen wegen einer dort sich findenden Einschnürung. Daher kommt es, dass bei oberflächlicher Betrachtung nicht selten eine Pinuswurzel mit anhängenden Monotropaverbindungen den Anschein einer verästelten Wurzel besitzt. Diesem Umstande wird es zuzuschreiben sein, dass sich die parasitische Verbindung so lange der Beobachtung entzog.

Die anatomische Verbindung studirte ich sowohl an Monotropa-Fagus, als auch an Monotropa-Pinus, resp. -Abies-Wurzeln.

Sie war, wie zu erwarten stand, in allen Fällen gleich, doch zeigte sich die Verbindung mit Coniferen viel geeigneter zu den Studien, weil diese ein von den übrigen Pflanzen so auffallend verschiedenes Gewebe haben; deshalb wird im Folgenden auch nur von solchen Verbindungen die Rede sein.

Es stellte sich heraus, dass die Monotropa mit ihrer Nährpflanze so innig zusammenhängt, dass die Verbindungsstelle einer Astbildung ähnelt. Um daher jeden etwa entstehenden Zweifel an einer wirklichen, parasitischen Verbindung zu verscheuchen, mussten die Präparate mit der grössten Genauigkeit angefertigt werden. Den Gang der Untersuchung veranschaulicht Figur 16 A—D auf der vierten Tafel.

Eine vermuthliche Verbindungsstelle von Monotropa mit Abies excelsa wurde unter dem Präparirmikroskop frei gemacht; das Hauptstück zeigt A; schon hier, bei auffallendem Lichte, konnte ich deutlich eine Texturverschiedenheit bemerken; die parenchymatische Weichheit der drei, der holzigen Fichtenwurzel anhängenden Wurzelorgane, die Bildung von Adventivästen an denselben und ihre Einschnürung am freien Ende liess dieselben als zur Monotropa gehörig äusserlich erkennen.

Nun wurden von dem Verbindungsstücke 3 Theile losgelöst, welche in der Figur A mit a, b und d bezeichnet sind; die Längstheilung dieser Stücke in feine Schnitte sollte dazu dienen, vor der weiteren Bearbeitung das Stück b als Coniferenwurzel, die Stücke a und d als Monotropa-Wurzeln zu kennzeichnen.

Zwei dieser Längsschnitte sind in B und C abgebildet; die Verschiedenheit derselben ist offenbar und man erkennt in ihnen das Characteristische sowohl von Monotropa als von Abies

Die Wurzel der letzteren war jung; die Holzzellen traten erst eben in das Stadium, statt der Spiralincrustationen gehöfte Tüpfel zu bilden, welche an einigen Stellen schon fertig zu sehen waren.

Die Figur B, von der Stelle d in A, braucht man nur mit der Darstellung von der Monotropa direct entnommenen Wurzelschnitten zu vergleichen, und man wird beide als identisch anerkennen, wenn man bedenkt, dass die eindringenden Spitzen sämmtlich dünn sind.

Nun theilte ich die in A mit c und e bezeichneten Verbindungsstellen gleichfalls durch Längsschnitte; dies verursacht

stets etwas Schwierigkeit wegen der Ungleichheit der Gewebe. Die erhaltenen Schnitte wurden durch Behandlung mit Kali durchsichtig gemacht und nun ein Mittelschnitt gezeichnet; ihn stellt D der Figur 11 dar.

Da der Schnitt in Bezug auf die Axe der Monotropa-Wurzel etwas schräg ausgefallen war, so sieht man in letzterer den Fibrovasalstrang nur im obersten Theile. Die spiralförmig und netzförmig verdickten Gefässe legen sich in einem kurzen Bogen direct an den Holzkörper der Fichtenwurzel an und enden dort; die Holzzellen der letzteren weichen vor ihnen bogenförmig zurück. Das den Fibrovasalstrang begleitende Parenchym verschmilzt mit dem Rindenparenchym der Fichte, die Grenze beider kann man nur am Inhalt und an der Form der Zellen erkennen; wie man sieht, erstreckt sich das Monotropa-Gewebe nicht unbeträchtlich in das Abies-Gewebe hinein. — Das Uebrige dieser Figuren wird in der Figurenerklärung zu finden sein.

Es wäre sehr interessant, wenn man das Hineinwachsen der Monotropa in die Baumwurzeln klar einsehen könnte; ich selbst bin nicht so glücklich, darüber einen Aufschluss geben zu können, da alle Präparate, die ich von aufgefundenen Verbindungen machte, mir nur die fertigen Zustände zeigten; doch wird mit der Zeit wohl auch diese Lücke ausgefüllt werden können.

Wenn man feine Schnitte von Verbindungsstellen etwas macerirt und dann vorsichtig zu zerzupfen versucht, so gelingt es nicht selten, das zur Monotropa gehörige Gewebe von dem der Nährpflanze zu sondern. Die Monotropa-Wurzelspitze endigt dann in die gebogenen Gefässe, denen seitlich ausgebreitete Parenchymzellen angeheftet sind.

5. Die vegetative Reproduction.

Aber hiermit dürfen wir die Betrachtung des Wurzelstocks noch nicht verlassen, denn es bleibt noch die Frage nach der vegetativen Reproduction der Monotropa zu erledigen übrig. Dass die blüthentragenden Stengel alljährlich absterben, ist schon besprochen, ist nun Monotropa darum einjährig? Die Frage ist schon von meinen Vorarbeitern dahin beantwortet, dass Monotropa durch den Wurzelstock perennirt.

Zur Zeit der Samenreife sind an den stärkeren Wurzeln die

ersten äusserlichen Sprossanlagen der für das nächste Jahr bestimmten Stengel zu sehen; sie unterscheiden sich von den Adventivwurzeln nur durch die Blättchen an ihrer Spitze, bilden sich aber in gleicher Weise adventiv. Hiervon hat Schacht an der bezeichneten Stelle eine Abbildung gegeben.

Um sie zu ergänzen, habe ich in Figur 17 eine in grösserem Maasstabe ausgeführte Figur von dem anatomischen Verhältnisse eines schon weit älteren Sprosses (vom Monat Januar) gegeben.

Es ist eine meist eintretende Erscheinung, dass dicht neben dem adventiven Stengel, gleichsam um ihn besser zu stützen, eine oder mehrere adventive Wurzeln entstehen. Dies stellt die Zeichnung gleichfalls dar.

Der Fibrovasalstrang des Stengels entsteht aus den in grossem Bogen von rechts und links zusammenlaufenden Theilen des Wurzelstranges, welche alsbald nach dem Zusammenlaufen wieder divergiren, um den den Dicotyledonen zukommenden Mantel von. Fibrovasalsträngen zu bilden. Die Epidermis der Mutterwurzel ist überall durchbrochen.

Hier hat man also ein wirkliches Beispiel einer Stengelbildung aus einer Wurzel; dieselbe geschieht aber nicht etwa durch Umwandlung der Wurzelspitze, wie es Prillieux an Neottia zeigen wollte, sondern durch Ausbildung eines seitlich angelegten, frühzeitig ganz bestimmt differenzirten, besonderen Sprosses.

Wie schon gesagt, treten die jungen Sprosse etwa Anfangs August aus der Wurzel hervor; dies sind aber immer nur wenige; sie wachsen den Herbst über weiter, sind im October schon kräftig entwickelt und wachsen auch im Winter bei mildem Wetter. Ich beobachtete wenigstens in dem Winter dieses Jahres eine bedeutende Vergrösserung der Sprosse; im Januar hatten manche derselben schon eine Länge von 2 Zollen erreicht.

Gleichzeitig mit der Vergrösserung der frühzeitig angelegten Sprosse tritt aber auch eine Vermehrung derselben ein, indem die Wurzeln stets neue seitlich hervortreten lassen; daraus erklärt sich die ungleiche Blüthezeit der Monotropa, von welcher man zugleich Samen und Blüthen finden kann, wenn wenigstens das Terrain die Pflanze recht begünstigt, wie es in dichten Fichtenwäldern der Fall ist.

Der Wurzelstock von Monotropa sorgt also das ganze Jahr,

vielleicht die Blüthezeit und die kälteste Jahreszeit ausgenommen, für die Reproduction der Pflanze.

6. Physiologische Untersuchungen.

Die wichtigste physiologische Beobachtung, die auf das Leben der Monotropa das hellste Licht wirft, ist natürlich der schon besprochene Parasitismus.

Aber wir müssen hier nun noch betrachten, wie sich das übrige Verhalten dieser Pflanze zu der parasitischen Eigenschaft stellt, und also zunächst Farbstoff und Zellinhalt prüfen.

Die Untersuchung des Monotropa-Farbstoffes ergab zunächst den gänzlichen Mangel des Kyanophylls, des zur Assimilation von Kohlensäure nothwendigen Bestandtheiles des Chlorophylls. Dagegen zeigte es sich, dass Xanthophyll vorhanden war, von ihm rührt die bleichgelbe Farbe der eben aus der Erde hervorbrechenden jungen Sprosse. Monotropa steht also in dieser Beziehung auf gleicher Stufe mit Epipogium. Die junge Pflanze ändert aber an der Luft ihre Farbe, indem sie dunkelbraun wird; dies rührt her von Stoffen, welche mit dem Assimilationsprocess nichts zu thun haben.

(Wahrscheinlich sind es gerbsaure Verbindungen; sie zeigen im Spectrum eine Verdunkelung im Grün bis Gelb; junge Sprosse von gelber Farbe färben in Alkohol gelegt sich selbst und die Flüssigkeit violett; das Spectrum dieser Flüssigkeit zeigt dann einen schmalen Absorptionsstreifen im Gelb; am Lichte wird die Farbe der Flüssigkeit purpurroth und dann liegt der Absorptionsstreifen im Grün.)

Die Zellen, namentlich die der jüngeren Theile, haben stets viel Inhalt; doch sind sie gänzlich arm an festen Stoffen. Schacht hat dieses schon angegeben. Dennoch hat Monotropa einen Reservestoff, nur ist er in der lebenden Pflanze in Lösung; bringt man aber junge oder alte Pflanzen auf 2—3 Tage in Alkohol von 90 %, so findet man an allen Stellen, wo sich bei Neottia Stärke aufgespeichert fand, einen dieser äusserst ähnlichen Stoff abgelagert, nur in weit geringerer Menge. Er hat fast den Schimmer der Stärke, aber eine etwas grünliche Farbe; er färbt sich auf Zusatz von Jod braun und allmählig braunschwarz, während die

Zellkerne und das Plasma rein gelb gefärbt bleiben. Da er sich mit salpetersaurem Quecksilber nicht ziegelroth färbt, so kann er nicht zum Aleuron gerechnet werden, und ich kenne überhaupt keinen ähnlichen Stoff; es ist sehr wahrscheinlich, dass es ein für Monotropa charakteristischer Stoff ist (Monotropin). Er findet sich hauptsächlich:

1. in den Wurzeln, in den den Fibrovasalstrang begleitenden Parenchymschichten, namentlich viel dann, wenn die Wurzel eine parasitische Verbindung besitzt, aber auch sonst nicht selten;
2. im ganzen Wurzelparenchym an den Stellen, wo sich adventive Seitenäste und junge Sprosse bilden;
3. im ganzen Parenchym der jungen, noch unterirdischen Sprosse, zerstreut;
4. in dem blühenden Stengel, in den die Fibrovasalstränge begleitenden Zellzügen.

Nur bei sehr reichlicher Ernährung finden sich auch schon in der lebenden Monotropa einige Körner des Monotropins abgelagert.

Dass der Zellsaft der Monotropa gerbsaure Verbindungen enthält, ist schon lange bekannt; sie bewirken das Schwärzen der Messer bei der Herstellung mikroskopischer Präparate.

Ich stellte Zellsaftuntersuchungen nach der schönen, einst von Sachs*) empfohlenen Methode an.

Zarte Längs- und Querschnitte aus den Wurzeln zeigten, in concentrirte Kalilauge gelegt, durch bald eintretende intensiv gelbe Färbung Gerbstoffe an in der Epidermis, in der Spitze und im ganzen Fibrovasalstrange.

Dieselbe Methode auf junge Sprosse angewandt ergab Gerbstoff gleichfalls in der Epidermis, in der Stammspitze und im Fibrovasalstrang, am meisten aber in zahlreichen, morphologisch durch nichts ausgezeichneten Zellgruppen des Grundgewebes.

Bei Anwendung der Kupfersulfat-Kalihydrat Reaction zeigten zarte Wurzelschnitte vor dem Kochen eine blaue Epidermis, ein blasses Grundgewebe und einen theilweise schwach violett, theil-

---

*) Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie zu Wien, Band 36 (1859), pag. 5 u. flgd.

weise gelb gefärbten Strang; da die Farbe der Epidermis beim Kochen in Kalilauge rothbraun wurde, das Uebrige aber unverändert blieb, so enthielt die Epidermis Dextrin oder Traubenzucker und der Fibrovasalstrang ausser Gerbstoff Eiweissstoffe (im Phloëm).

Die jungen Sprosse, auf dieselbe Weise behandelt, zeigten, dass das Grundgewebe etwas Rohrzucker besass, die ganze Stammspitze, namentlich aber die jungen Knospen und der Fibrovasalstrang, Eiweiss, die Epidermis und viele Zellen des Grundgewebes in der Umgebung der Fibrovasalstränge Dextrin oder Traubenzucker.

Eine einfache Behandlung mit Jodkalium — Jodlösung zeigt den Reichthum der Monotropa-Zellen — auch im Grundgewebe — an Eiweissstoffen. Die innerste Schicht des Zellkerns färbte sich am intensivsten gelb, etwas schwächer seine äussere Schicht, und ausserdem färbte sich der ganze Zellsaft noch deutlich gelb, selbst wenn man ihn bei 500facher Vergrösserung betrachtete. —

Auch mit Monotropa stellte ich Culturversuche an; 4 starke Wurzelstöcke mit zahlreichen Trieben, welche die ersten Blüthen entfalteten, wurden mit dem ganzen Erdballen in Töpfe verpflanzt. Ich erwartete ein baldiges Absterben der Pflanzen; allein sie wuchsen etwa 8 Tage weiter und entfalteten mehrere Blüthen; dann erhielten sie sich lange Zeit auf dieser Entwicklungsstufe, ohne weiter zu kommen, wurden dann welk und waren nach etwa 3½ Wochen abgestorben, ohne reifen Samen erzeugt zu haben. Vergleichen wir nun diese Erscheinung mit der gleichen an Neottia, deren Ernährungsweise uns jetzt bekannt ist. Die cultivirten Neottia-Exemplare waren nach 4 Wochen abgestorben, nach der Aufzehrung aller, so reichlich aufgespeicherten Reservestoffe. Diese standen den Monotropa-Pflanzen nur in geringer Quantität zu Gebote, da sie in den blühenden Pflanzen am wenigsten sich finden. Dagegen waren die Wurzelballen der Monotropa von zahlreichen Fichtenwurzeln durchzogen, mit denen die Monotropa in parasitischer Verbindung gestanden hatte, während Neottia einen kaum von Würzelchen durchzogenen Erdballen zur Verfügung hatte. Sonst hatten beide Pflanzenarten gleiche Cultur und gleichen Standort. Bei Berücksichtigung der eben aufgeführten Verschiedenheiten kann man daher die lange Erhaltung

des Lebens in der Monotropa nur durch die Annahme erklären, dass die ihr zu Gebote stehenden Bodensubstanzen (modernde Wurzeln) die enormen Reservestoffe der Neottia ersetzt hatten, d. h. indem man auch der Monotropa eine partiell saprophytische Lebensweise zuschreibt: die Pflanzen ernährten sich von den Fichtenwurzeln, welche lebend (im Walde) ihnen assimilirte Nährstoffe zuführten, abgestorben dagegen (in der Cultur) ihnen durch Zersetzung ihrer Bestandtheile dienten. Dass ein zweifelloser Parasit auch saprophytisch leben könne, ist nach Schacht*) an Lathraea bestimmt erwiesen, da diese Pflanze, herangewachsen, einer parasitischen Verbindung gar nicht mehr bedarf sondern im Humus leben kann.

Ich muss jetzt noch einmal die Beobachtungen über die parasitische Verbindung heranziehen. Ich habe vorhin gesagt, dass ich dieselbe sowohl mit Buchen als mit Fichten beobachtet hätte. Immer aber waren die benutzten Exemplare solche von Monotr. glabra, und während ich an den in unseren Fichtenwäldern freudig wachsenden Monotropa-Stöcken stets mit Leichtigkeit Wurzelverbindungen fand, wurde es mir sehr viel schwerer an den in Buchenwäldern lebenden Exemplaren. Es schienen mir die Verbindungen viel spärlicher zu sein, obgleich ich die Monotropa zu diesem Zweck aus einem Buchenwalde holte, wo sie üppig gedieh; dieser Wald bekleidete den jähen Abhang eines Berges, wo viele Buchenwurzeln ziemlich flach an der Oberfläche lagen.

So oft ich aber die gewöhnliche Form unserer Buchenwälder, M. hirsuta, untersuchte, konnte ich keine parasitische Verbindung entdecken, obgleich die Schwierigkeiten geringer gewesen wären als bei der Monotropa glabra. Denn diese hat einen dicht verwirrten Wurzelstock, jene einen weiter ausgebreiteten.

Ziehe ich nun die Beobachtungen Anderer hinzu, die Hookers, dass Hypopitys uniflora in mit faulem L a u b e gemischter Erde erzogen werden könne, die von Duchartre, welcher aus dem Grunde seine zur Untersuchung bestimmten Monotropa-Pflanzen aus Buchenwäldern holte, weil diese einen nicht so wie in Fichtenwäldern zusammengedrängten, sondern mehr ausgebreiteten Wurzelstock besässen**), und dessen Untersuchung nun auch zu

*) l. c., pag. 56.
**) Ann. d. sciences nat. Sér. III, t. 6, pag. 33.

dem Resultate führte, dass Monotropa nicht parasitisch sei, so muss ich mich zu der Meinung neigen, dass die Monotropa unserer Buchenwälder, also Monotropa hirsuta, normal saprophytisch lebe.

Aus dem Grunde scheint sie eine mehr entwickelte Wurzelhaube zu besitzen, und man kann es nun leicht verstehen, dass sie auch im äusseren Habitus abweicht, und Monotropa glabra, wenn sie auf Buchenterrain gelangt, zu ihr hin variirt.

Darum empfehle ich denen, die den Parasitismus der Monotropa untersuchen wollen, die in Fichtenwäldern üppig wachsenden Exemplare mit dicht verwirrtem Wurzelstock zur Untersuchung zu wählen.

Von ganz besonderer Bedeutung für das physiologische Verständniss der Monotropa sind die Keimpflänzchen, von denen mehrere zu finden ich das Glück hatte.

Während ich den Keimungsact selbst nicht beobachten konnte, fand ich im Monat März auf der Oberflächenschicht der Erde, welche aus reichlich mit Monotropa bewachsenen Fichtenwäldern geholt war und aus faulenden Nadeln, mit wenig Moos gemischt, bestand, kleine, braune, etwas verzweigte Wurzeln, deren Aeusseres sofort auf Monotropa schliessen liess. Sie wurden vorsichtig in Wasser abgespült und dann weiter behandelt. Da sie nirgends ein abgerissenes Ende besassen, sondern rings in unversehrte Spitzen endigten, da sie ferner auf der Oberfläche des feuchten Waldbodens gefunden waren, während der Wurzelstock alter Exemplare tief in der Erde liegt, so war die Möglichkeit ausgeschlossen, dass die gefundenen Wurzeln abgerissene Stücke von ausgewachsenen Exemplaren sein könnten; ausserdem waren sie viel zarter als irgend welche Wurzeln an alten Monotropa-Stöcken.

Dass sie aber zur Monotropa gehörten, bewiess die weitere Untersuchung. Die ganze Gewebsbildung und das Aussehen der noch höchst zarten Fibrovasalstränge stimmte überein; frisch betrachtet zeigten die Zellen keinen körnigen Inhalt, nach Einwirkung von Alkohol dagegen waren hier und da liegende Zellen dicht mit runden Körnern erfüllt (Monotropin); in Kalilauge gelegt färbten sich die ganzen Wurzeln tief orangegelb (Gerbstoff); endlich waren die zarten Wurzelspitzen haubenlos und ihre Verzweigungen geschahen durch Adventivbildung.

Das höchst lehrreiche, was die Keimpflanzen nun zeigten, war der Umstand, dass sie frei zwischen modernden Fichtennadeln vegetirten, entweder ganz zusammenhangslos oder ihnen etwas angeheftet durch Ansaugen. Während also die ausgewachsenen Pflanzen parasitisch leben, sind auch in Fichtenwäldern die jugendlichen Pflanzen saprophytisch, und man kann sich nun leicht erklären, dass Monotropa auch bei der saprophytischen Ernährungsweise beharren kann, wenn sie dadurch günstiger gestellt ist als durch parasitische Ernährung, wie es in Buchenwäldern oftmals der Fall zu sein scheint.

Auch für die Morphologie sind die Keimpflanzen sehr interessant, da sie nur aus Wurzelorganen bestehen; in den Stadien, wo ich sie beobachtete, war von einer Stengelbildung noch durchaus keine Spur zu bemerken, und in der That wüsste man auch nicht, wie eine so zarte Keimpflanze schon Kraft besitzen sollte zur Ernährung eines Stengels, der bei unterirdisch sich ernährenden Pflanzen nur verzehrend auftritt.

Ferner wüsste man auch kaum, wie an Keimpflanzen schon Stengel und Wurzel zusammen auftreten sollten, da ihre Axen zu einander rechtwinklig sind. Ich selbst möchte vermuthen, dass bei der Weiterbildung des Embryo die der Anlage nach gewiss vorhandene Plumula in der Entwicklung stehen bleibt, während die Radicula sich allein ausbildet und fortwächst. bis sie aus physiologischen Gründen im Stande ist, adventiv gebildete Stengel zu treiben und zu ernähren. Ob es aber so ist, das muss die Beobachtung der Samenentwicklung ergeben, der einzige Punkt, der noch fehlt, um den Ring von Lebenserscheinungen an der Monotropa zu schliessen, der aber hoffentlich bald klar gestellt werden wird. —

Schon seit langer Zeit hat die Transspiration der Pflanzen die Physiologen vielfach beschäftigt; zahlreiche Untersuchungen sind gemacht, wie die Zusammenstellung der Literatur von Baranetzky in der Botanischen Zeitung des letztvergangenen Jahres zeigte. Die meisten Autoren gingen von der Meinung aus, dass die Stärke der Transspiration proportional sein müsse der Zahl der Spaltöffnungen in den Blättern; aber sie bedachten dabei nicht, dass diese nur die Oberfläche der Pflanze vergrössern, also die Transspiration verstärken müssen, dass aber jede Pflanze schon an und für sich eine verdunstende Oberfläche besitzt. Es

kommt also als zweiter Theilbedinger der Transspiration die Beschaffenheit der Oberfläche (ob mehr oder weniger stark incrustirt) hinzu. Monotropa besitzt nun einerseits keine Spaltöffnungen, andererseits aber eine nicht stark cuticularisirte Epidermis; man kann also theoretisch voraussagen, dass sie eine nicht unbeträchtliche Transspiration besitzen wird, welche sich aber unabhängig erhalten muss von dem periodischen Wechsel von Licht und Dunkelheit, der bei den mit sich öffnenden und schliessenden Spaltöffnungen versehenen Pflanzen tägliche Perioden erzeugt.

Ich stellte die Transspirationsversuche wirklich an, weil Monotropa einen Fall liefert, in welchem man eine präcise Antwort auf die Abhängigkeitsfrage der Transspiration von den Spaltöffnungen erwarten kann, und weil es für die physiologischen Functionen solcher Pflanzen an und für sich von Werth ist.

Vier Monotropa-Pflanzen, frisch aus dem Holze geholt, wurden je in ein Fläschchen mit Wasser gestellt und der freibleibende Theil der Oeffnung gut verstopft. Zwei Pflanzen wurden an das tageshelle Fenster, die zwei anderen in eine sehr dunkle Zimmerecke gestellt. Zur Vergleichung wurde neben die zwei Monotropa-Exemplare am Fenster sowohl als neben die in der Zimmerecke stehenden je ein gleichfalls im verstopften Fläschchen befindlicher Zweig von Epilobium angustifolium gestellt; jeder Zweig besass 5 spaltöffnungsreiche Blätter und die Grösse eines jeden Blattes liess sich als gleich gross mit der Oberfläche einer Monotropa schätzen. Alle Pflanzen wurden nun in anderthalbstündigen Perioden gewogen, und es wurde gleichzeitig Temperatur und Luftfeuchtigkeit beobachtet. Die Beobachtungen sind aus der auf der nächsten Seite folgenden Tabelle zu ersehen.

Die in der Tabelle mit 1 bezeichnete Monotropa übertraf die übrigen um etwa ein Drittel an Grösse; man sieht bei Berücksichtigung dieses Umstandes, dass die Resultate mit der Theorie sehr gut stimmen; denn die fünfmal grössere Vergleichspflanze (Epilobium) hat durch die Spaltöffnungen eine verhältnissmässig viel stärkere Transspiration als Monotropa, ist aber von der Helligkeit abhängig, was bei Monotropa nicht der Fall ist. Die Temperaturen und die Luftfeuchtigkeit schwankten, wie man sieht, nur wenig; der Tag, an dem das Experiment gemacht wurde, war nämlich trübe. — Dass die Pflanzen in den anderthalbstündigen Pausen nicht immer eine gleiche Verdunstung be-

Tabelle
der Transspiration von Monotropa, verglichen mit der von Epilobium angustifolium.

Drei Pflanzen am Fenster.

Zeit (vom Morgen bis zum Abend).	Gewicht der Pflanzen plus Glas und Wasser. Epilob. 1. Gewicht.	Epilob. 1. Wasserverlust.	Monotr. 1. Gewicht.	Monotr. 1. Wasserverlust.	Monotr. 2. Gewicht.	Monotr. 2. Wasserverlust.	Grade Celsius. Lufttemperatur.	Psychrometrische Differenz.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.		
9 h	41,67	0,00	34,22	0	35,67	0	18,20 °	2,60 °
10 h 30 ′	41,03	0,64	34,16	0,06	35,63	0,04	19,08	3,88
12 h	40,17	0,86	34,10	0,06	35,59	0,04	19,90	4,30
1 h 30 ′	39,34	0,83	34,07	0,03	35,54	0,05	19,32	4,14
3 h	38,65	0,69	34,05	0,02	35,52	0,02	20,24	4,69
4 h 30 ′	38,08	0,57	33,09	0,06	35,50	0,02	19,40	4,04
6 h	37,67	0,41	33,96	0,03	35,48	0,02	18,82	3,56
Summa . .		4,00	.	0,26	.	0,19	Mittel: 19,21 °	3,88 °

Drei Pflanzen im Halbdunkel.

Zeit (vom Morgen bis zum Abend).	Gewicht der Pflanzen plus Glas und Wasser. Epilob. 2. Gewicht.	Epilob. 2. Wasserverlust.	Monotr. 3. Gewicht.	Monotr. 3. Wasserverlust.	Monotr. 4. Gewicht.	Monotr. 4. Wasserverlust.	Grade Celsius. Lufttemperatur.	Psychrometrische Differenz.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.		
9 h 30 ′	39,43	0,00	35,44	0	30,89	0	18,20 °	3,00 °
11 h	39,08	0,35	35,38	0,06	30,84	0,05	18,80	3,85
12 h 30 ′	38,70	0,38	35,36	0,02	30,82	0,02	18,91	3,74
2 h	38,50	0,20	35,32	0,04	30,78	0,04	19,10	4,30
3 h 30 ′	38,11	0,39	35,29	0,03	30,76	0,02	19,12	4,00
5 h	37,82	0,29	35,28	0,01	30,74	0,02	19,00	3,64
6 h 30 ′	37,47	0,35	35,26	0,02	30,72	0,02	19,00	3,38
Summa . .		1,96	.	0,18	.	0,17	Mittel: 18,87 °	3,70 °

sassen, darf nach den früheren zahlreichen Beobachtungen über Transspiration nicht Wunder nehmen.

Nun möchte ich noch die Resultate zweier physiologischer Versuche hier anführen, welche nicht mit dem Parasitismus direct zusammenhängen, sondern nur bestimmt sind, einen Einblick zu thun in die Vegetationsverhältnisse solcher chlorophyllloser Pflanzen. Es handelt sich nämlich um den Gasaustausch einerseits und um das Längenwachsthum andererseits.

Bekannt ist die Kohlensäureexspiration aller Pflanzen im Dunkeln; es fragt sich, wie stellt sich diese Erscheinung bei chlorophylllosen Pflanzen, wie ist sie am Licht und wie im Dunkel?

Durch die ausführlichen Arbeiten von Sachs*) sind wir über die quantitative Verschiedenheit des Längenwachsthums chlorophyllgrüner Pflanzen am Tageslicht und in der Finsterniss unterrichtet; der Zusammenhang der physiologischen Erscheinungen lässt es dabei als wahrscheinlich betrachten, dass bei chlorophyllgrünen Pflanzen am Tage die Assimilation, in der Nacht der Stoffwechsel überwiegt; diese Betrachtung konnte bei Monotropa geprüft werden.

Zur Prüfung der Exspiration wurde folgende einfache Methode eingeschlagen: Calibrirte Gasometer, geeignet zur Aufnahme ganzer Pflanzen, tauchten mit einem Steigrohre in Quecksilber, wurden mit einer blühenden Monotropa beschickt, und erhielten neben dieselbe noch eine flache Schale mit concentrirter Kalilauge, deren Oberfläche etwa 6 Cm. Quadrat betrug. In dem dann fest verschlossenen, nur etwa 70 CC. enthaltenden Gasometer wurde auf diese Weise die aus der Monotropa entstammende Kohlensäure rasch absorbirt und die absorbirte Menge beliebig oft an dem Steigrohr des Gasometers abgelesen; die Gasvolumina wurden genau reducirt.

Die Wachsthumsmessungen wurden auf die Weisen ausgeführt, welche Sachs mit „Zeiger am Faden" und „Zeiger an der Rolle" bezeichnet; die dazu verwandten Exemplare von Monotropa wurden stets erneut und mit ihrem ganzen Wurzelballen sorgfältig und fest in Töpfe verpflanzt. Da sie wenigstens 8 Tage lang ungestört fortwuchsen, so konnte ich die ersten 3—4 Tage

*) Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Heft II. 1872.

hindurch ihr Wachsthum als ein normales betrachten. Ich führe zunächst nur die Resultate der beiderseitigen, zahlreichen Versuche an:

1. Monotropa exspirirte Tag und Nacht Kohlensäure; das Licht rief in der Quantität kaum einen bemerkenswerthen Unterschied hervor, doch war in vielen Fällen die Exspiration am Tage stärker als zur Nachtzeit. Die Exspiration war bei verschiedenen Pflanzen verschieden stark und schwankte zwischen 3 CC. und 8 CC, täglich, am häufigsten betrug sie etwa 4 CC. Sie wuchs mit der Grösse der Exemplare, nicht aber so, dass sie der Oberfläche proportional gewesen wäre; sie war im Gegentheil eine Function der Anzahl der Blüthen, und wahrscheinlich auch der Entwicklungsstufe, auf der sich diese befanden.

   Der Mittelwerth von Exspiration entspricht einem Verluste an Kohlenhydraten von etwa 4 Milligramm täglich.

2. Die Parallelversuche über Wachsthumsgeschwindigkeit ergaben, dass die Pflanzen am Tage stets stärker wuchsen, als in der Dunkelheit der Nacht (directes Sonnenlicht traf sie nie); ihr Wachsthum war bei den verschiedenen Exemplaren auf gleicher Entwicklungsstufe ziemlich gleichmässig.

Zum Versuche selbst ist noch zu bemerken, dass der zu den Rollen führende Faden nicht an der Spitze der Pflanze befestigt werden konnte, weil diese zur Erde gekrümmt war, sondern seine Stelle an dem höchsten Punkt der Stengelkrümmung erhielt; die Internodien streckten sich bei 5 Cm. hohen Pflanzen um fast eben so viel, als die Stengelspitze fortwuchs; eine stärkere Streckung des einen oder anderen Internodiums war nicht zu bemerken.

Als Beispiel mag hier der genaueste Versuch, aber in berechneter Form, vorgeführt werden.

Zeit.			Temperatur. Gr. Cels.	Kohlensäure-exspirat. in Cbcm. Pflanze I.	Pfl. II.	Zuwachs in Millimet. Pfl. III.	Pfl. IV.
13. Juli,	Nachmittags	3— 6 h	22,2	0,44	0,46		
	Abends	6— 9	21,8	0,41	0,49	0,60	0,75
	Nachts	9—12	21,6	0,35	0,51	0,43	0,35
14. Juli		12— 3	21,7	0,36		0,33	0,33
		3— 6	21,7	0,34	Pause.	0,29	0,28
	Morgens	6— 9	21,4	0,38		0,82	0,55
		9—12	22,2	0,37		0,60	0,41
	Nachmittags	12— 3	22,0	0,36	0,41	0,71	0,33
		3— 6	22,0	0,52	Pause.	0,70	0,30
	Abends	6— 9	22,2	0,38		0,34	0,35
	Nachts	9—12	22,3	0,34	0,29	0,36	0,25
15. Juli		12— 3	22,5	0,45	0,45	0,30	0,15
		3— 6	22,5	0,45	0,45	0,10	0,24
	Morgens	6— 9	21,0	0,44	0,48	0,70	0,90
		9—12	20,0	0,36	0,33	0,45	0,41
	Nachmittags	12— 3	20,1		0,24	0,35	0,18
		3— 6	20,2		0,33	0,39	0,36
	Abends	6— 9	19,8		0,35	0,37	0,26
	Nachts	9—12	19,9		0,36	0,36	0,21
16. Juli		12— 3	19,9		0,30		
		3— 6	20,0		0,30		
	Morgens	6— 9	19,4		0,35		

Die Feuchtigkeit schwankte während des Versuches nur wenig, nämlich zwischen 0,891 und 0,905, wenn 1,00 den Sättigungspunkt bezeichnet. Pflanze III und IV standen in einem Topfe und gehörten demselben Stocke an; III wurde mittelst Zeigers an der Rolle, IV mittelst Zeigers am Faden abgelesen; benutzt wurden Exemplare von M. glabra Roth. Die Pausen bei Pflanze II wurden gemacht, um in ihren Gasometer frische Luft einzulassen, was aber keine Aenderung hervorbrachte; der Kohlensäuregehalt der Luft ist bei der Ausrechnung schon abgezogen.

Die Tabelle wurde auf dreistündige Perioden berechnet, weil die Beleuchtung darnach wechselte, gegen 6 h Morgens wurden die Fensterladen geöffnet, die Helligkeit stieg successive, von 12 h—3 h Nachmittags fiel Sonnenlicht in das Zimmer, ohne je-

mals eine Pflanze direct zu treffen, und dann nahm die Helligkeit bis zur Nacht wieder ab.

Beobachtet wurde häufig stündlich, sonst zweistündlich; nur in der Nacht von 12^h bis Morgens 5^h oder 6^h wurde eine längere Pause gemacht. Bei den stündlichen Beobachtungen zeigte die eine oder die andere zur Wachsthumsmessung benutzte Pflanze zuweilen bedeutende Schwankungen, so nämlich, dass das Wachsthum von 0,30 auf 0,08 Millimeter sinken konnte. Die Exspiration ging dagegen sehr constant vor sich, einige Ausnahmen abgerechnet.

Ich stelle in der folgenden kleinen Tabelle die kurz gefassten Resultate dieses Versuches nochmals zusammen; sie enthält stündliche Mittelwerthe der Exspiration und des Wachsthums für Tag und Nacht.

Zeit.	Stündliche Kohlensäure-exspiration.		Stündliches Längen-wachsthum.	
	Pflanze I.	Pflanze II.	Pflanze III.	Pflanze IV.
13. Juli. Beleuchtungszeit.	0,142 CC.	0,159 CC.	—	—
13/14. Juli. Dunkelheit.	0,117	—	0,117 Mm.	0,107 Mm.
14. Juli. Beleuchtung.	0,134	—	0,211	0,129
14/15. Juli. Dunkelheit.	0,138	0,132	0,084	0,071
15. Juli. Beleuchtung.	0,133	0,115	0,151	0,141
15/16. Juli. Dunkelheit.		0,107	—	—

Die übrigen, hier nicht vorgeführten Versuche haben zu denselben Resultaten geführt, so dass es nicht nothwendig erscheint, über dieselben noch Worte zu verlieren. Die bedeutenden Unterschiede zwischen Monotropa und anderen bisher beobachteten Pflanzen liegen auf der Hand.

7. Theorie der Ernährung.

Zum Schluss möchte ich nun noch versuchen, auch bei der Monotropa die einzelnen Beobachtungen kurz zusammenzufassen zu einem zusammenhängenden Bilde von ihrem Leben. Dieses Bild kann allerdings jetzt noch nicht bekräftigt werden durch

vergleichende Untersuchungen nahe verwandter Pflanzen, doch ist es hier auch weniger nöthig, als bei Neottia, weil hier mehr directe Gründe in Betracht zu ziehen sind. Aber ich zweifle nicht, dass eine interessante Vergleichung, namentlich einen Uebergang zu normal sich ernährenden Pflanzen, die Gattung Pyrola zulassen wird, und ich behalte mir eine Untersuchung derselben vor. —

Die aus der Erde hervorgeschossenen Blüthenstengel der Monotropa sind chlorophyllfrei; die Pflanze lässt das Chlorophyll anderer, stärkerer Pflanzen für sich arbeiten. Nur zum Zwecke der Samenerzeugung sind die Stengel da, für eine kurze Lebensperiode geschaffen; darum kommen sie mit schon fertig gebildeten Blüthen hervor, darum sind ihre Blätter rudimentär, ihr Dickenwachsthum nur in den jüngsten Stadien das normal dicotyledone. Eine mässige Transspiration bewirkt die nöthige Saftcirculation und das Zuströmen von Nahrung zu den Ovarien, wo sich die zahllosen kleinen Samen bilden; ihnen giebt die Mutterpflanze nicht die Fülle von Reservestoffen mit, welche andere Samen besitzen müssen, um davon bis zur Chlorophyllernährung leben zu können; sie haben so viel Reserve stoffe (Oel), dass sie unter günstigen Verhältnissen die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen können, dann aber als bestes Erbtheil die Eigenschaft, von anderer Pflanzen Stoffen leben zu können.

In dem mächtig entwickelten Wurzelstock liegt die Hauptkraft der Pflanze; ihm allein kommt die Ernährung und die vegetative Reproduction zu. Die unaufhörliche Verzweigung der Wurzeln führt nicht wenige Spitzen derselben in die Möglichkeit, in zartere Baumwurzeln parasitisch einzudringen; im Wurzelbau liegt die Möglichkeit einer günstigen Verbindung vor; denn die Wurzelhaube fehlt als ausgebildetes Organ und das Plerom liegt nahe an der Spitze; so können sich ihre Gefässe an die Baumwurzel-Gefässe anlegen und eine feste Verbindung sichern. Die betreffenden Baumwurzeln müssen schliesslich durch den Parasiten zu Grunde gehen; zahlreiche vermoderte dünne Fichtenwurzeln im Wurzelstock der Monotropa legen davon Zeugniss ab. Diese vermodernden Wurzeln kann die Pflanze durch saprophytische Ernährung ausnutzen, und so, im Boden langsam weiter kriechend und an den Wurzeln junge Sprosse erzeugend, welche die grössten Nährmittel besitzen, vermag sie sich den jedesmaligen Ver-

hältnissen anzupassen; dasselbe gilt von der ganz saprophytischen M. hirsuta.

Die Bildung der jungen Sprosse als Adventivgebilde muss für unsere Pflanze als höchst zweckmässig erscheinen. Während bei chlorophyllgrünen Pflanzen die stets geregelte Anlage junger Sprosse in sich selbst das zwischen Verbrauch und Schaffen organischer Stoffe nothwendige Verhältniss enthält, indem dadurch neben den verzehrenden Blüthen eine bestimmte Anzahl von Blättern erzeugt wird, welche in nie sich ändernder Weise der Luft Nährstoffe entnehmen können, so hängt die Ernährung der Monotropa von der Zahl der Baumwurzeln ab, die sie zu erreichen vermag und von der Menge der Humussubstanzen im Boden, welche sehr wechseln kann. Darum treten die Stengelsprosse adventiv auf; leicht kann man sich vorstellen, dass die Bildung adventiver Stengelsprosse vom Nahrungsüberfluss des Wurzelstocks abhängt. Nach der Samenreife tritt die Sprossbildung ein und schreitet das ganze Jahr hindurch bis zu der Zeit fort, wo die Pflanze ihre Kräfte wieder auf die Ausbildung der Blüthen verwenden muss.

Wir sahen bei den saprophytischen Orchideen, dass sie einen besonderen, Wasser anziehenden Apparat besassen in den mächtigen, mit Gummischleim erfüllten Zellschichten. Diese letztere Einrichtung fehlt der Monotropa; dass sie aber einer anderen bedarf, um den Baumwurzeln und der humosen Erde die Nahrung kräftig zu entziehen, ist zweifellos; hier scheint sich daher die Einrichtung zu erklären, dass die Zellen des festen Inhaltes entbehren und sogar die Reservestoffe (Monotropin) gelöst enthalten; es müssen nämlich die mit concentrirten Säften erfüllten Zellen stärker anziehend wirken, als Zellen mit diluirtem Inhalt und darin schwimmenden festen Körnern. So dienen auch die jungen Sprosse als mächtige Turgescenzapparate; sie bewirken eine Saftanziehung, die die Wurzeln befähigt, Nährstoffe heranzuziehen, welche zur Ausbildung der jungen Sprosse selbst verwandt werden sollen, damit sich der geregelte Cyclus von periodischen Erscheinungen wiederhole.

Schluss.

Mit dieser Darstellung des Lebens von Monotropa habe ich die Resultate meiner Untersuchungen zu entwickeln vollendet, und es mag mir erlaubt sein, die Hauptergebnisse der ganzen Arbeit zu recapituliren.

Dieselbe erstreckt sich auf verschiedene Zweige der Botanik.

Für die allgemeine Botanik ist das Wichtigste der Beweis der alleinigen, beziehungsweise fast alleinigen Bodenernährung, am genauesten beobachtet an einigen Repräsentanten unserer Orchideen, aber theilweise auch an einer dicotyledonen Pflanze.

Für eine allgemeine Anschauung des Parasitismus der Gewächse liefert diese Arbeit auch einen Beitrag, indem sie die scharfe Grenze zwischen Parasitismus und Saprophytismus aufhebt. Denn einerseits müssen der Gattung Monotropa beide Lebensweisen zugeschrieben werden, andererseits ernährt sich die saprophytische Goodyera auf eine dem Parasitismus nahe kommende Weise, da sie zwar nicht lebende, sondern abgestorbene, aber ihrer Gestalt nach noch erhaltene Pflanzentheile aussaugt.

Es ist aber in der Einleitung darauf hingewiesen worden, dass die Beobachtung biologischer Erscheinungen auch für die systematische Botanik förderlich sein möchte, indem sich dadurch für gewisse Familien etwas Typisches herausstellen könnte.

Und da scheint es mir nun — doch bedarf es zum Beweise noch der Hinzuziehung vieler Beobachtungen —, als sei der Saprophytismus, entweder total oder partiell während des ganzen Lebens oder wenigstens total in dem Jugendstadium, für die Familie der Orchideen etwas allgemein Gültiges. Bedenkt man nämlich, dass sich auch die chlorophyllgrüne Goodyera als Saprophyt erwies; bedenkt man ferner, dass alle Orchideen sich sehr schwierig lange Jahre hindurch cultiviren lassen, dass dagegen die Orchideencultur in den Gewächshäusern auf eine Weise gemacht wird, welche z. B. an die Lebensweise unserer Goodyera repens erinnert, indem den Wurzeln jährlich neue modernde Pflanzentheile zur Verfügung gestellt werden; bedenkt man ferner, dass die Samen aller Orchideen in gleicher Weise unausgebildet sind, so sehr, dass es unmöglich erscheint, dass das keimende Pflänzchen von den wenigen Reservestoffen schon die

ersten zur Lufternährung nöthigen chlorophyllgrünen Blätter ausbilden könne, dass dagegen schon eine Beobachtung vorliegt (Corallorrhiza), wo eine chlorophyllos keimende und fortwachsende Orchidee sogar erst am Blüthenstengel Chlorophyll erzeugt, so wird man der Vermuthung von dem typischen Saprophytismus, er sei mehr oder minder ausgeprägt, wenigstens nicht Unwahrscheinlichkeit vorwerfen. Die untersuchten Orchideen selbst stellen sich ihrem Saprophytismus nach in eine allmählig zur Lufternährung ansteigende Reihe, an deren unterem Ende Epipogium steht (chlorophylllos), an der Spitze Goodyera (mit breiten, chlorophyllgrünen Blättern).

Da einmal eine Bodenernährung als factisch erwiesen ist, so wird es nun Aufgabe der Botaniker sein, su untersuchen, welche Rolle der Saprophytismus im Pflanzenreich spielt. Es wird nöthig sein, auszumitteln, welche Stoffe dabei chemisch thätig sind und man muss eine directe Nachweisung derselben versuchen, um nicht mit jeder Pflanze ausgedehnte physiologische Versuche anstellen zu müssen. Dass ich selbst noch kein Mittel fand, um die chemische Frage des Saprophytismus zu lösen, ist bedauernswerth, wird aber, wie ich hoffe, nicht getadelt werden können, da der knappe Zeitraum von einem Jahre nur eben dazu ausreicht, um den Cyclus der Lebenserscheinungen an Pflanzen einmal prüfend betrachten zu können.

Jede Arbeit soll ja neben der Aufstellung wirklicher Beobachtungen auch dazu dienen, zu neuen Fragen Veranlassung zu geben, welche die Folge sind von der Erweiterung des Gesichtskreises.

Was endlich die speciellste Botanik anbelangt, die sich mit der vollständigen Erforschung der Arten beschäftigt, so, glaube ich, hat diese hier die meisten Bereicherungen gefunden. Denn wenn man am Saprophytismus der Orchideen zweifelt, so wird man nicht mehr zweifeln am Saprophytismus von Neottia Nidus avis, von Epipogium Gmelini etc., und endlich ist auf das Leben von Monotropa Hypopitys ein helles Licht geworfen, da diese Pflanze jetzt wieder mit Recht in die Reihe der Parasiten tritt, aus der sie in den letzten Jahren allgemein verstossen war, aber mit beschränkenden Zusätzen, indem von den zwei nochmals aufgestellten Arten die eine allerdings saprophytisch lebt.

Von besonderer Bedeutung für die Erforschung der Species

hat sich die Anatomie gezeigt; bei den untersuchten Orchideen ist die anatomische Verschiedenheit so gross, dass ein einziger Querschnitt genügt, um sie von einander zu unterscheiden, was man bei Pflanzen, die der Familie und der Lebensweise nach sich so nahe stehen, kaum hätte erwarten sollen. Monotropa zeigt nun gar eine Anatomie, welche von dem Typus der dicotyledonischen Pflanzen nicht unerheblich abweicht, und sie sowohl als die Orchideen zeigen, wie es sich allerdings im Voraus erwarten liess, dass die Anatomie ein Spiegel der biologischen Verhältnisse der Species ist.

Und somit — dies darf ich wohl als ein erhofftes Resultat hinstellen — mögen meine Untersuchungen dazu antreiben, in unserer einheimischen Flora den Lebensverhältnissen in ausgedehntem Maasse nachzuspüren.

Erklärung der Abbildungen.

Neottia Nidus avis L. (Tafel I und II, bis Fig. 7).

Tafel I.

Fig. 1. Junger Spross von einem sehr kräftigen Rhizome, im Anfang des Monat Juli. Sowohl das alte als das neue Rhizom sind ausnahmsweise nicht gekrümmt.

a. Das Scheidenblatt, in dessen Achsel das junge Rhizom entsprungen ist;

b. der Seitenspross des jungen Rhizomes.

Fig. 2. Die schlafende Pflanze im Monat Januar.

a. Das Scheidenblatt, welches die Basis des zur Entwicklung im nächsten Jahre bestimmten Sprosses umgiebt.

Fig. 3. Ein einzelner Fibrovasalstrang des Stengelquerschnittes. Das Xylem liegt dem Marke, das Phloëm der Rinde zugewendet. Der Zellinhalt (im Phloëm und dem umgebenden Holzprosenchym) ist fortgelassen. — Dieser Strang besass nur eine Xylemgruppe.

Fig. 4. Ein Theil des Stengellängsschnittes. Es folgen von oben nach unten aufeinander: Epidermis, Rindenparenchym, Holzprosenchym, Xylem, Phloëm, Xylem, Holzprosenchym und Markparenchym. — Der durchschnittene Strang besass zwei Xylemgruppen.

Fig. 5. Querschnitt durch den jüngsten Rhizomtheil mit den zugehörigen Wurzeln; deren sind im Ganzen 8; die ihnen beigesetzten Zahlen bedeuten ihre spiralige Aufeinanderfolge. Im Rhizom folgen von aussen nach innen folgende Gewebsschichten aufeinander: Epidermis und zwei gleichartige Zellschichten; 1—2 Zellschichten (stark schattirt), welche Mycelium und ein gelöstes Kohlenhydrat enthalten; dann der Rest des Rindenparenchyms, punktirt gezeichnet (die Punkte bedeuten Stärkekörner); darauf die Schicht der Fibrovasalstränge, wie im Stengel aus Holzprosenchym bestehend, welches die Stränge selbst einschliesst; diese Schicht enthält fast gar keine Stärke; endlich das grosse Stärkemassen enthaltende Markparenchym.

Tafel II.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Wurzelspitze; der Vegetationspunkt.
a. Das Dermatogen; b. das Periblem; c. das Plerom; w. die oberste Zelle der Wurzelhaube.

Eine schwache Schattirung deutet die Grenze zwischen Wurzelhaube und dem übrigen Wurzelkörper an, eine gleiche die Grenze zwischen Plerom und Periblem. In den obersten Pleromzellen bilden sich Spiralincrustationen, in den obersten peripherischen Zellen des Periblems beginnt Mycelium zu vegetiren. Der übrige Zellinhalt ist fortgelassen.

Fig. 7. Querschnitt durch den Fibrovasalstrang der Wurzel.
p. Parenchym; ph. Phloëm; x. Xylem. Alle Zellen ausser den zum Xylem gehörigen waren reich an Protoplasma; das Centrum des Stranges führte Stärke.

Goodyera repens R. Br. (Figur 8—10).

Fig. 8. Stengelquerschnitt, in toto. Es folgen von aussen nach innen: Die Haare tragende Epidermis, das lockere Rindenparenchym, in welchem sich einzelne Lücken befinden, ein fester Ring von Holzprosenchym, die Fibrovasalstränge, im Markparenchym liegend, aber häufig sich an das Holzprosenchym anschliessend.

Fig. 9. Wurzelquerschnitt, mit einer gleichfalls durchschnittenen faulenden Fichtennadel N. Letztere ist von (punktirt gezeichneten) Wurzelhaaren durchwachsen und angesogen. Die ganze Mittelschicht des Grundgewebes (welche stark schattirt ist) enthält Gummischleim und um ihn einen Ring von Mycelium; beide sind in den Schnitten dunkelbraun gefärbt.

Fig. 10. Querschnitt durch das Centrum des Rhizomes. Es enthält 6 Fibrovasalstränge, deren Xylem der Axe zugekehrt ist; die einzelnen Stränge sind durch dünne Parenchymstrahlen geschieden. Das Ganze ist von weichem Parenchym, dem Grundgewebe, umschlossen.

Monotropa glabra Roth (Tafel III—IV).

Vorbemerkung: Monotropa hirsuta Roth weicht nur im Bau der Wurzelspitze und durch die fehlende parasitische Verbindung ab.

Tafel III.

Fig. 11. Ein Theil des Stengelquerschnittes. Es folgen von aussen nach innen: e. die Epidermis; r. das Rindenparenchym; f. die Fibrovasalstränge mit einschliessendem Prosenchym; m. das Markparenchym.

Fig. 12. Ein Stück des mit f bezeichneten Ringes der vorigen Figur, stärker vergrössert. x. der Xylemtheil, ph. der Phloëmtheil der Stränge. — Alles Uebrige ist Holzprosenchym.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Wurzelspitze.

d. Dermatogen; es bildet eine einschichtige Wurzelhaube die bis zum Scheitel als solche zu erkennen ist; w. ihre oberste Zelle.

p. Periblem; es bildet sich am Scheitel aus 4 Zellcurven; eine Schattirung deutet die Grenze an zwischen ihm und dem

pl. Plerom, welches in der gezeichneten Höhe noch keine Gefässe ausgebildet hatte.

Das Dermatogen ist hier wie immer äusserlich von Mycelium durchflochten.

Fig. 14. Der axile Fibrovasalstrang der Wurzel. Um ihn bildet das Parenchym eine sehr regelmässige Gefässbündelscheide. Im Innern des Stranges stellen die doppelt contourirten Zellen das nur aus Gefässen bestehende Xylem dar.

Fig. 15. Die Bildung einer Adventivwurzel in dem Stadium, wo sie die Epidermis ihrer Mutterwurzel durchbricht; c. ist der Rest der durchbrochenen Epidermis. Der jungen Adventivwurzel fehlt noch die Wurzelhaube; sie scheint sich am Scheitel selbst gerade zu bilden (als die äusserste aus 10 Zellen bestehende Schicht). Von dem Fibrovasalstrang der Mutterwurzel ist nur die peripherische Xylemschicht gezeichnet.

Tafel IV.

Fig. 16. Die parasitische Verbindung mit Abies excelsa Lam.

A. Das zu untersuchende Stück äusserlich betrachtet; m. m. die Fichtenwurzel, deren Anhänge sämmtlich Adventivwürzelchen von Monotropa sind, deren Mutterwurzel abgebrochen ist.

B. Längsschnitt von der in A mit d bezeichneten Stelle, zur Vergleichung mit anderen Zeichnungen von Monotropa-Wurzeln. Da das Stück vor dem Zerschneiden in Alkohol gelegt war, so zeigten die den Fibrovasalstrang umgebenden Parenchymzüge grosse Mengen Monotropin, welches in der Zeichnung durch Punkte bezeichnet ist.

C. Längsschnitt von der in A mit b bezeichneten Stelle, um das Stück m. m. als Fichtenwurzel zu charakterisiren. Ihre Rinde war braun (in der Zeichnung schattirt); die dann folgenden Parenchymzellen besassen ziemlich viel Stärke (in der Zeichnung punktirt). Das übrige Gewebe sind Holzzellen, an denen sich Coniferentüpfel bilden.

D. Längsschnitt von der in A mit e bezeichneten Verbindungsstelle, nach dem Zerschneiden mit Kalilauge behandelt. Die Gewebe sind durch Vergleichung mit den Schnitten B und C an und für sich verständlich. Von der Monotropa-Wurzel ist nur die Spitze in der Axe getroffen, weshalb im unteren Theile der Fibrovasalstrang fehlt. n. ist das äusserste Wurzelparenchym von der Monotropa-Wurzel f in A, als Querschnittsansicht zu betrachten. Bei m. ist die Rinde der

Fichtenwurzel zerrissen, bei o hat sich ein Stück derselben über das Monotropa-Parenchym gelegt.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Ansatzstelle eines jungen Sprosses an die Wurzel.

CC ist die Mutterwurzel, welche sowohl den nach oben gehenden jungen Spross als auch die beiden Seitenwurzeln a und b adventiv gebildet hat. Die Wurzel a ist durch den Schnitt nicht genau in der Axe getroffen und sie zeigt daher nur die peripherischen Zellzüge des Fibrovasalstranges. Der eben vereinigte Fibrovasalstrang des jungen Sprosses divergirt alsbald wieder allseitig.

Fig. 1.

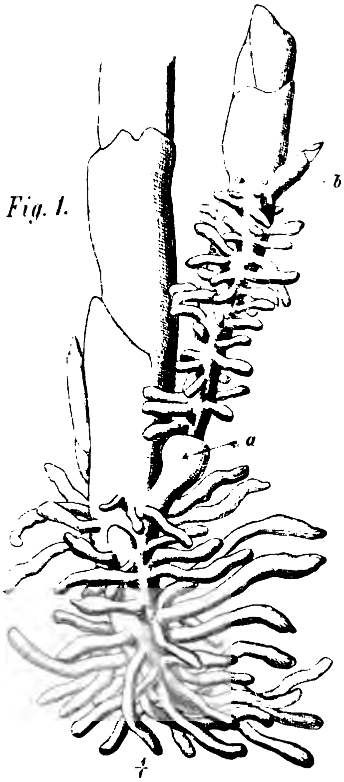


Fig. 2.

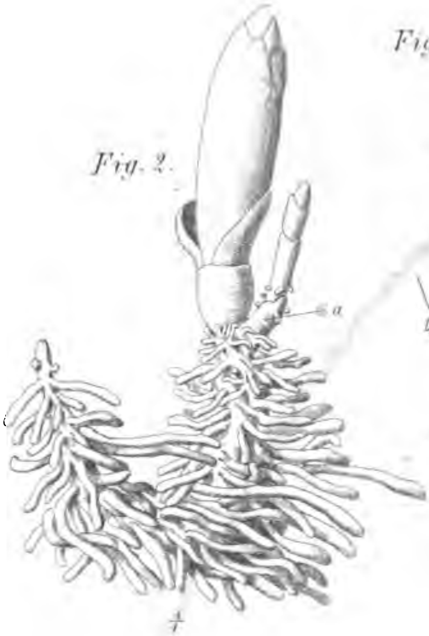


Fig. 3.

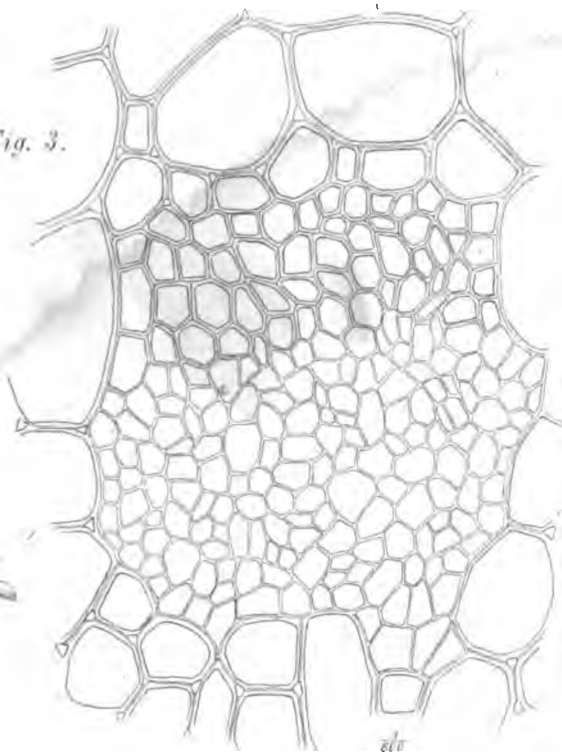


Fig. 5.

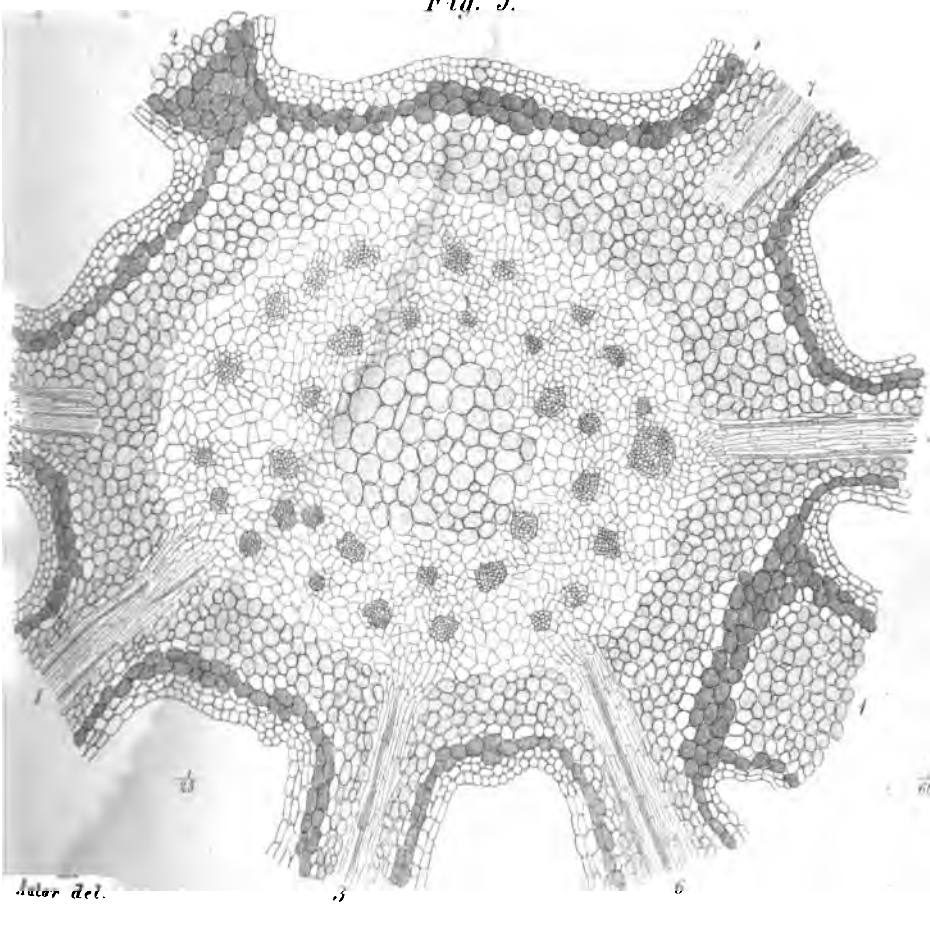
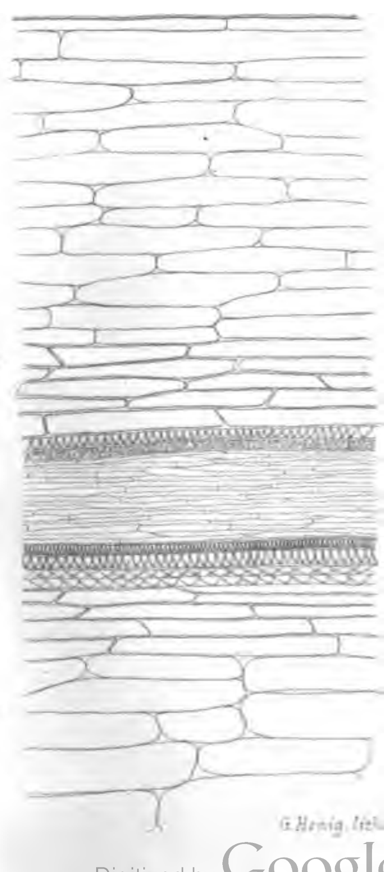


Fig. 4.



Autor del.

G. Henig, lith.

Fig. 6.

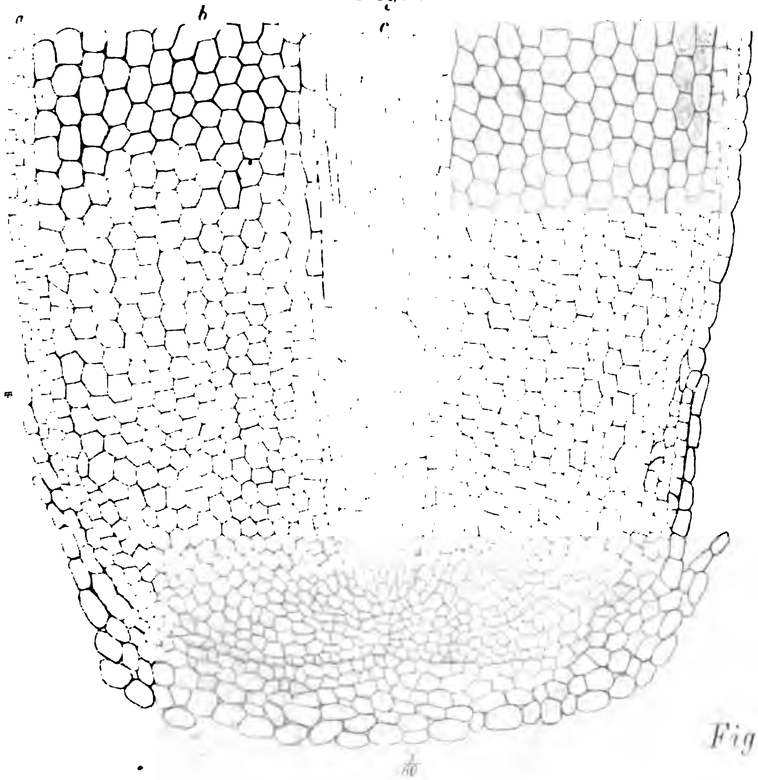


Fig. 7.

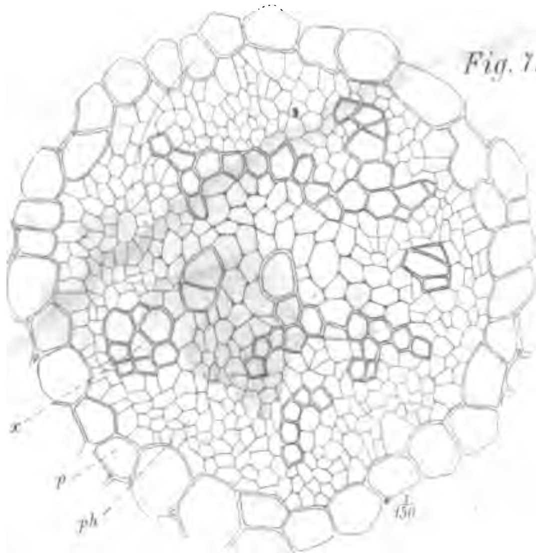


Fig. 8.

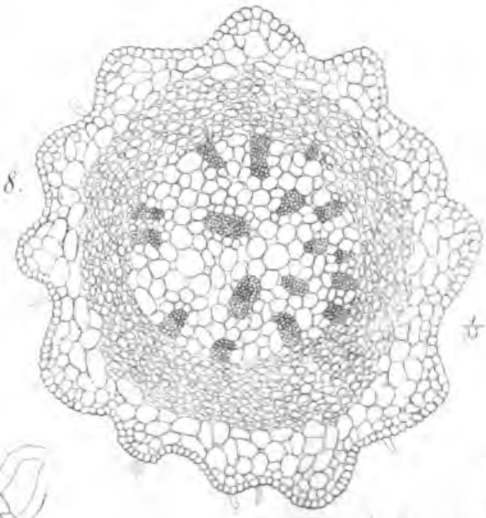


Fig. 9.

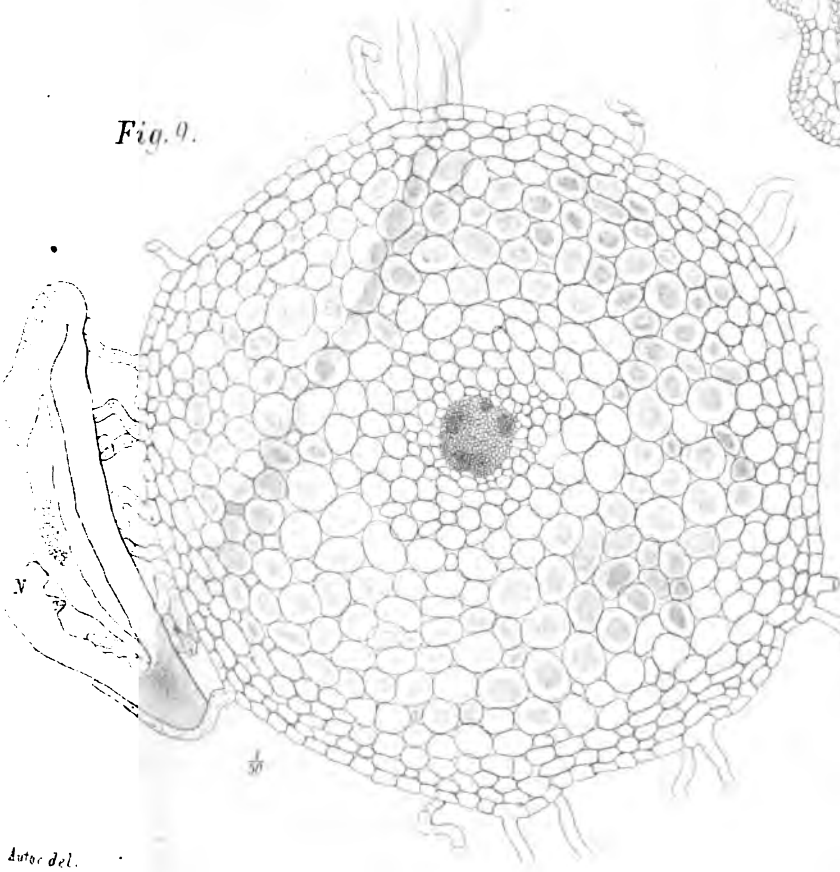
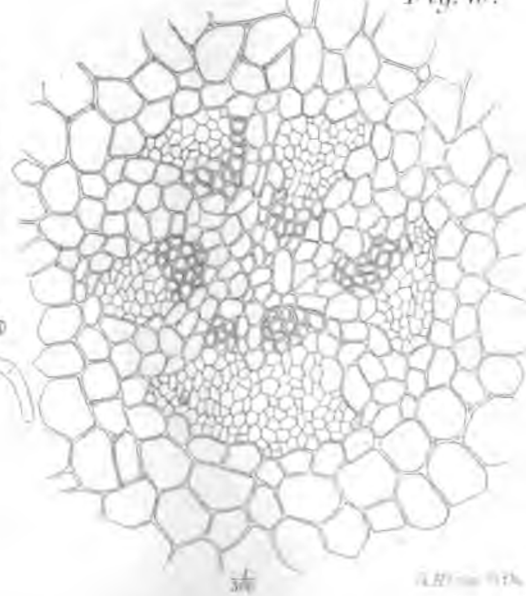


Fig. 10.



Autor del.

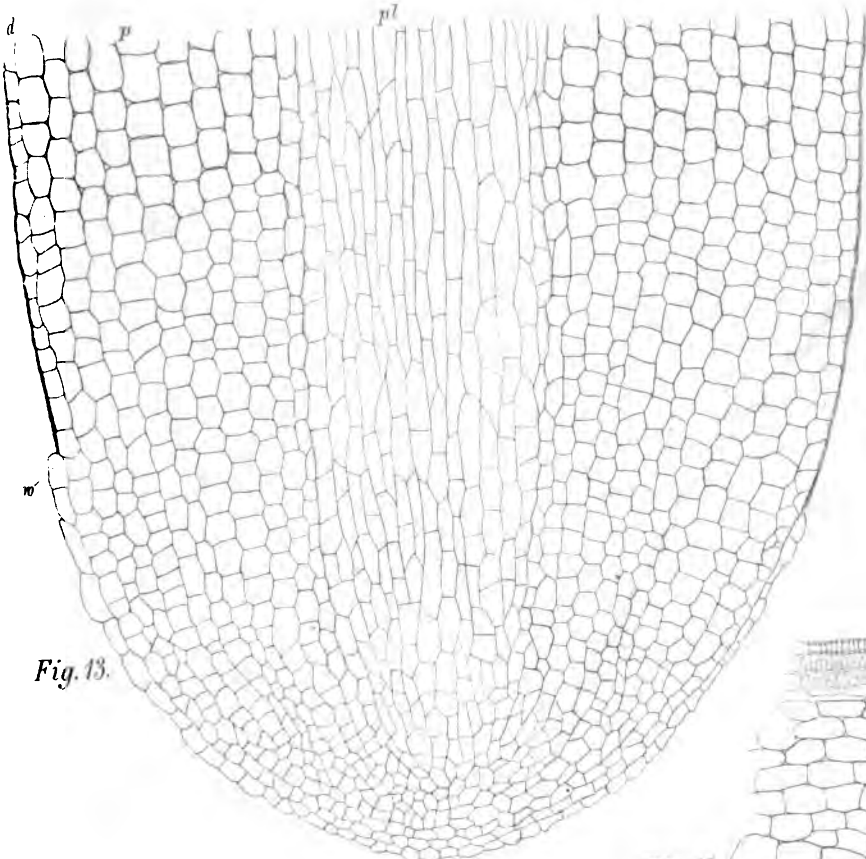


Fig. 13.

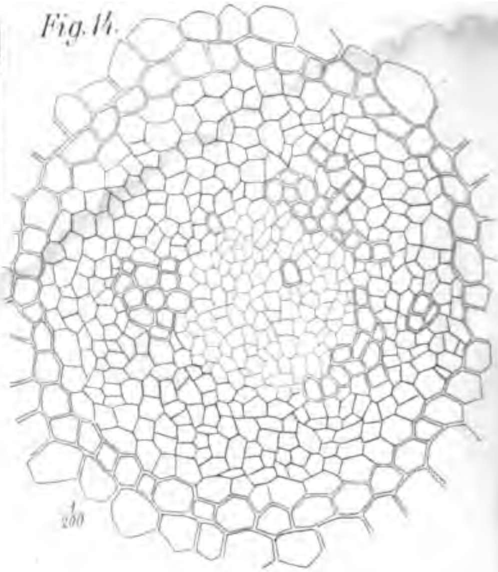


Fig. 14.

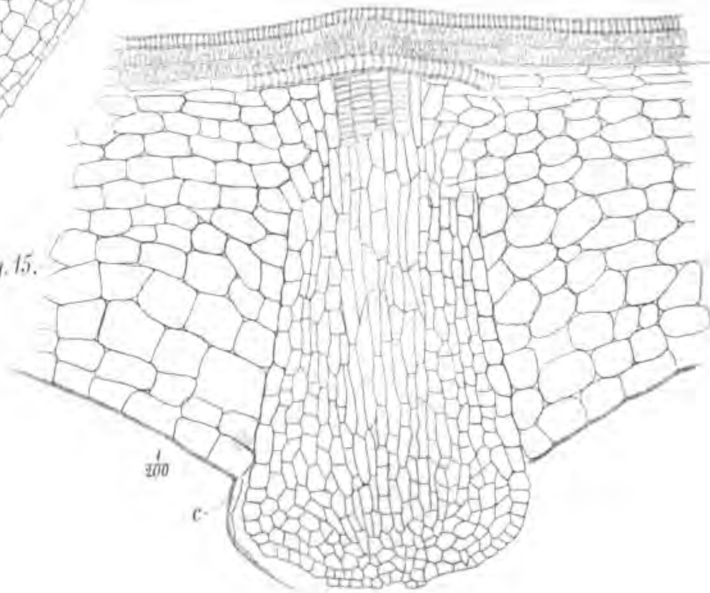


Fig. 15.

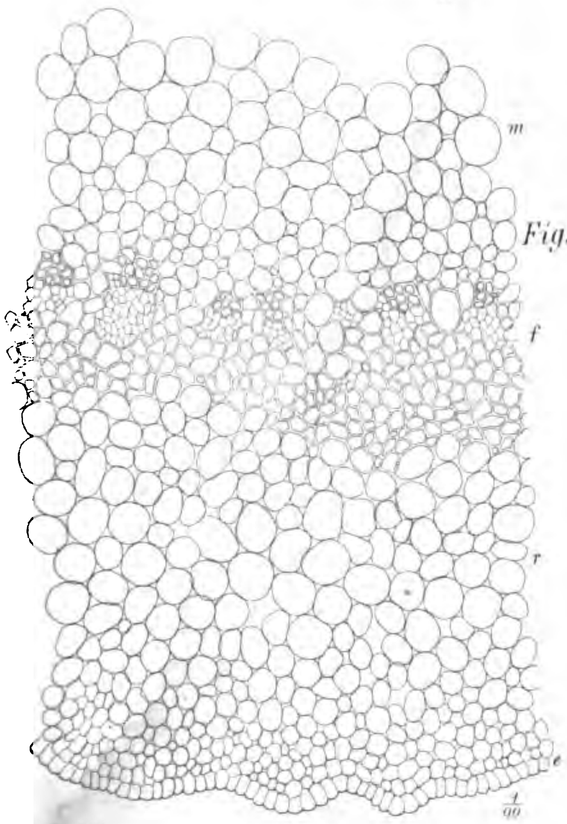


Fig. 11.

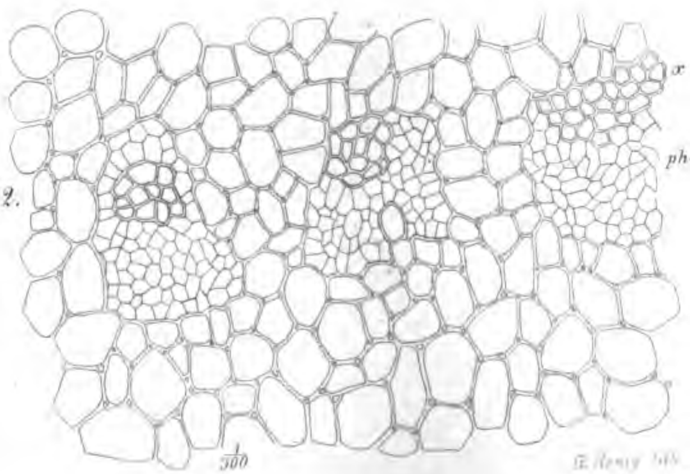


Fig. 12.

Autor del.

E. Henry lith.

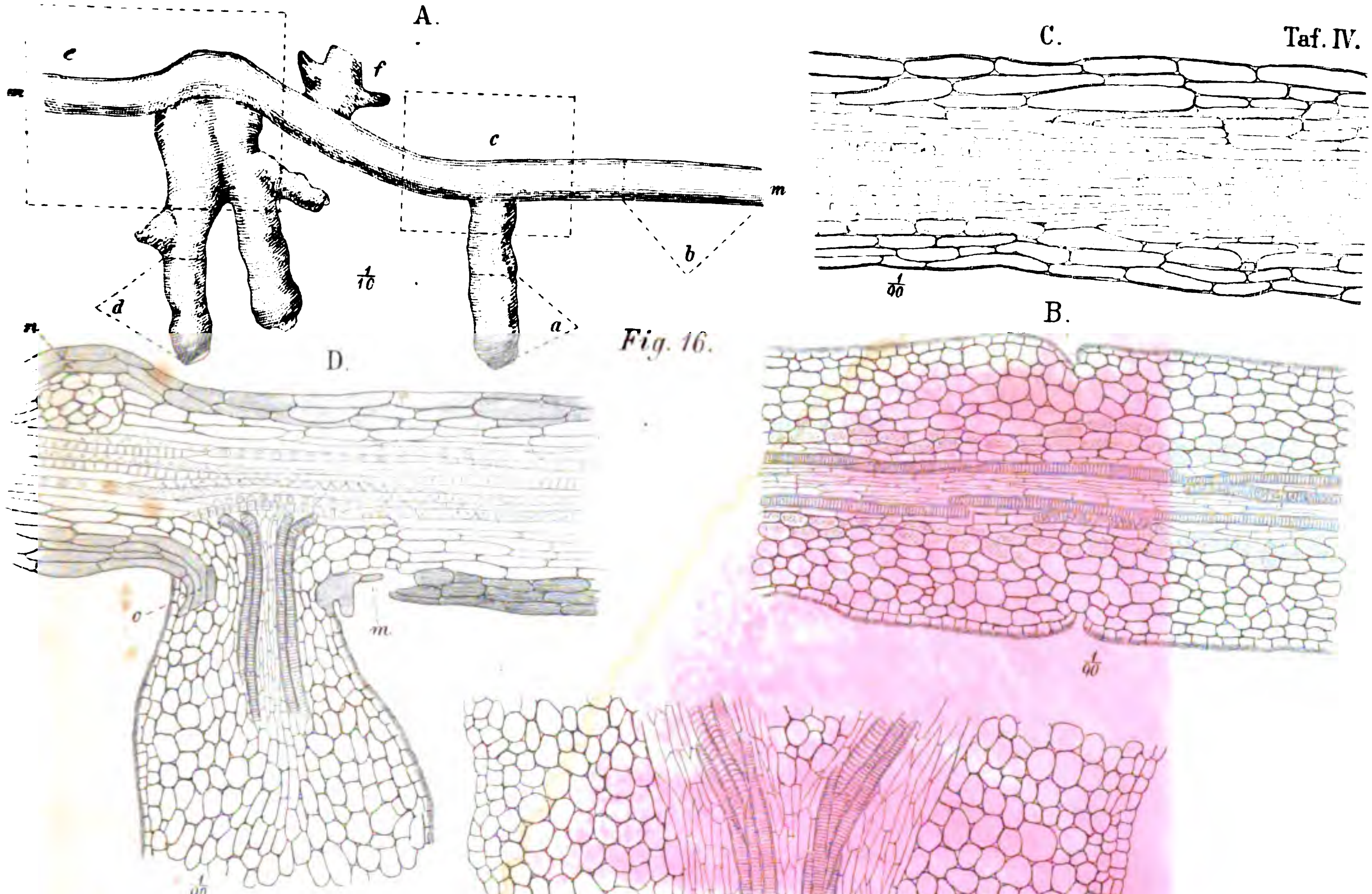


Fig. 16.

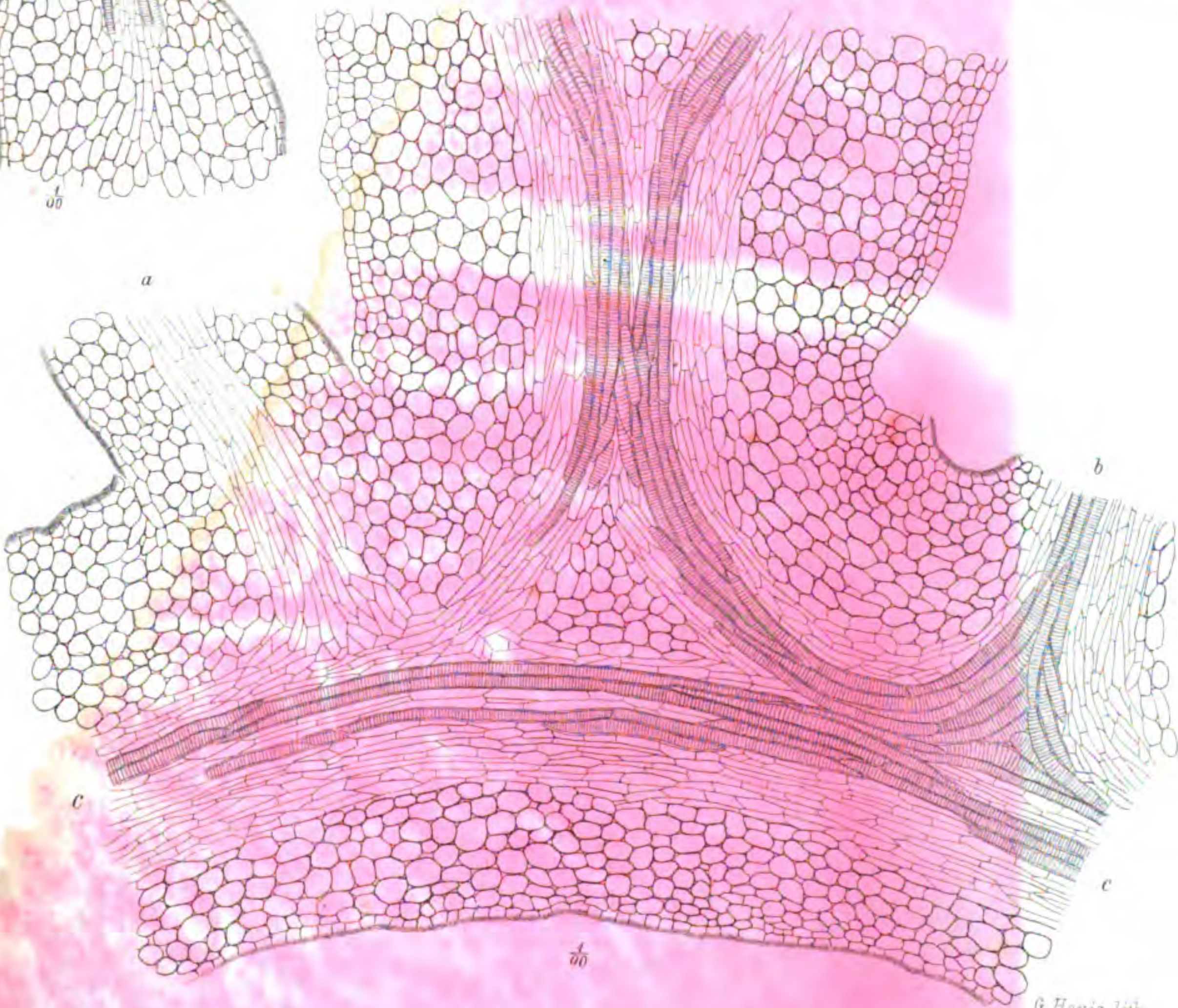


Fig. 17.

Autor del.

G. Honig lith.